

Európai kosborfélék (Orchidaceae) és látonyafélék (Elatinaceae) kutatása: taxonómiai és ökológiai esettanulmányok

MTA doktori értekezés

Molnár V. Attila



2014

**Európai kosborfélék (Orchidaceae)
és látoryafélék (Elatinaceae) kutatása:
taxonómiai és ökológiai esettanulmányok**

Bírálok

Bartha Dénes, az MTA doktora
Botta-Dukát Zoltán, az MTA doktora
Podani János, az MTA levelező tagja

ISBN 978-963-473-722-3

Az értekezés megírását és a kötet formálását a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 azonosító számú Nemzeti Kiválóság Program Szentágothai János Ösztöndíja tette lehetővé. A kiemelt projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg.

Minden jog fenntartva. All rights reserved.
© szerző, 2014

© Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék, 2014

A szerző elérhetőségei:
mva@science.unideb.hu

<http://molnar-v-attila.blogspot.hu/>

Kiadó: Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék, Debrecen.
Felelős kiadó: Molnár V. Attila, Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék

**Európai kosborfélék (Orchidaceae) és
látonyafélék (Elatinaceae) kutatása:**
taxonómiai és ökológiai esettanulmányok

MTA doktori értekezés

Molnár V. Attila

Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék,
Debrecen

TARTALOMJEGYZÉK

1. Előszó	6
2. Az értekezés felépítése	9
3. A Magyarországi Orchideák Herbárium Adatbázisa	11
3.1. Bevezetés	11
3.2. Anyag és módszer	11
3.3. Eredmények és értékelésük	12
3.3.1. A gyűjtés időbeli intenzitása	13
3.3.2. A gyűjtés területi megoszlása	15
3.3.3. A gyűjtők	16
3.3.4. Taxonok	17
3.3.5. A taxonok azonosításának nehézségei	21
4. A magyarországi orchideák klímaváltozása	24
4.1. Bevezetés	24
4.2. Anyag és módszer	27
4.2.1. Meteorológiai adatok	27
4.2.2. Filogenetikai-fa rekonstrukció	27
4.2.3. Fenológiai adatok	29
4.2.4. Életmenet-jellemzők	30
4.2.5. Statisztikai elemzések	31
4.3. Eredmények	32
4.3.1. Klimatikus trendek	32
4.3.2. A virágzási idő történeti változása	33
4.3.3. Járulékos elemzések	37
4.4. Diskusszió	38
5. A mediterrán <i>Ophrys bertolonii</i> megjelenése Magyarországon	42
5.1. Bevezetés	42
5.2. Anyag és módszer	42
5.3. Eredmények és értékelésük	43
6. A Magyarországon korábban <i>Himantoglossum caprinum</i>-ként számontartott sallang-virág valójában leíratlan faj (<i>Himantoglossum jankae</i>)	47
6.1. Bevezetés	47
6.2. Anyag és módszer	48
6.3. Eredmények és értékelésük	50
7. nrITS szekvenciaváltozatok, mint a hibridizáció bizonyítékai az <i>Ophrys</i> nemzetségben	57
7.1. Bevezetés	57
7.2. Anyag és módszer	60
7.3. Eredmények és értékelésük	62

8. Az <i>Ophrys kotschyi</i> filogenetikai vizsgálata - konvergens evolúció az <i>Ophrys</i> nemzetségben	65
8.1. Bevezetés	65
8.2. Anyag és módszer	68
8.3. Eredmények	71
8.4. Diszkusszió	74
9. Az <i>Elatine hungarica</i> tipizálása és magmorfológiája	76
9.1. Bevezetés	76
9.2. Anyag és módszer	77
9.3. Eredmények és értékelésük	78
9.3.1. Lektotipizálás	78
9.3.1. Magmorfológia	79
10. Az <i>Elatine hungarica</i> elterjedése a Pannon biogeográfiai régióban	82
10.1. Bevezetés	82
10.2. Anyag és módszer	83
10.2.1. Vizsgált terület	83
10.2.2. A faj elterjedési adatai	83
10.2.3. Környezeti adatok	84
10.2.4. Adatelemzés	84
10.3. Eredmények	85
10.4. Diszkusszió	91
11. Az <i>Elatine gussonei</i> új előfordulása Szicíliában	96
11.1. Bevezetés	96
11.2. Anyag és módszer	97
11.3. Eredmények és értékelésük	99
11.3.1. Az újonnan megtalált lelőhelyek	99
11.3.2. Genetikai azonosítás	103
12. Kontinentális időszakos tavak vegetációjának természetvédelmi értéke	105
12.1. Bevezetés	105
12.2. Anyag és módszer	108
12.2.1. A vizsgált terület	108
12.2.2. Adatgyűjtés és elemzés	109
12.3. Eredmények	110
12.3.1. Élőhely-jellemzés	110
12.3.2. Élőhelytípusok	111
12.3.2. Diverzitás partíciónálás	115
12.4. Diszkusszió	117
12.4.1. Az időszakos tavacsók növényfajainak diverzitása és megőrzése	118
12.4.2. Következtetések	119
13. Összegzés	121
14. Köszönetnyilvánítás	127
15. Irodalomjegyzék	130
16. Publikációk	151

'As regards the present, estimates of extinction rates based on Red Data Books underestimate real values by a large factor, because the books evaluate only those species that have attracted specific attention and searches'

DIAMOND *et al.* (1989): The present, past and future of human-caused extinctions [and discussion]. – *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **325**(1228): 469.

1 Előszó

Bár a pontos mértékét és okait vitatják, a 20. század végére általánosan elfogadottá vált, hogy a bolygónkon 'biodiverzitási krízis' alakult ki, aminek következtében a következő évszázad során a fajok jelentős része kihalhat (vö. GROOMBRIDGE 1992, HEYWOOD & WATSON 1995, LAWTON & MAY 1995). [RAVEN (1987) úgy becsülte, hogy a hajtásos növények mintegy 250 ezer fajának 25%-a halhat ki fél évszázadon belül.] A 'biodiverzitási krízis' paradigma megjelenése egy új szintetikus, multidiszciplináris tudományág, a 'természetvédelmi biológia' (*Conservation biology*) létrejöttét eredményezte (SOULÉ 1985). Ez a diszciplína elsősorban a populációkat és fajokat fenyegető tényezőket, és azok okait kutatja, valamint megpróbál olyan cselekvési stratégiákat kidolgozni, amelyek a kipusztulási hullámot képesek mérsékelni (DUBOIS 2003). A természetvédelmi biológiai kutatások azonban csak akkor lehetnek megalapozottak, ha megfelelő rendszertani alapokon nyugszanak, azaz nem áll fenn úgynevezett 'taxonómiai akadály' (*taxonomic impediment*) (DUBOIS 2003). Mindez új megvilágításba helyezi az 1960-as, 1970-es években idejétmúltnak tekintett rendszertani kutatásokat, amelyek az 1980–1990-es évektől kezdődően, részben a személyi számítógépek kapacitásának bővülése, részben pedig a polimeráz láncreakció (PCR) felfedezése (1983) révén reneszánszukat élik (PODANI 2003).

A biológiai sokféleség megőrzése szempontjából döntő fontosságú, hogy megfelelő ismeretekkel rendelkezünk a ritka növények populációiról és ökológiájukról (BEVILL & LOUDA 1999, DUNCAN & YOUNG 2000).

Jelen értekezésben két olyan növénycsalád fajaival foglalkozom, amelyeknek legtöbb faja ritka és veszélyeztetett. Mindkét család kozmopolita elterjedést mutat, de egymástól rendszertanilag igen távoli rokonok és emellett számos más jellemzőben is jelentősen eltérnek egymástól. HEYWOOD *et al.* (2007) adatai alapján a kosborfélék (Orchidaceae, Asparagales, Egyszikűek) mintegy 800 nemzetségének 18–20 ezer faja

ismert, amelyek évelők (geofitonok vagy epifitonok), virágaik számos különböző élőlénycsoport (főként hártványászárnyúak, lepkék, bogarak, de emellett madarak és emlősök) képviselőit csalogatják, mégpedig igen eltérő mechanizmusokkal. Ugyanakkor a látonyafélék (Elatinaceae) családjának (Malpighiales, Rosid klád, Eudicots) mindössze két nemzetsége (*Elatine* L., *Bergia* L.) és összesen 37–50 faja ismert. A mindkét féltekén, de főként a mérsékelt övben megtalálható 12–25 *Elatine* faj kivétel nélkül az időszakosan víz alá kerülő, majd kiszáradó talajok apró termetű, jelentéktelen virágú (főként önmegporzó) efemer növénye, míg a főként paleotrópusi *Bergia* nemzetségben törpecserjék is akadnak.

A két csoport azonban nem csak biológiai jellegzetességei, hanem kutatottságuk mértéke alapján is jelentősen eltér egymástól. A különbség hazai szinten mérve is jelentős. Ennek illusztrálására jó példa, hogy míg Soó Rezső középiskolás korától kezdve foglalkozott orchideákkal és a család nemzetközileg elismert szaktekintélyének számított, addig Magyarországon a huszadik század utolsó évtizedeiben alig akadt botanikus, aki egyáltalán látott átellenes levelű látonyafajt (FELFÖLDY Lajos szóbeli közlése).

De a különbség nagyobb földrajzi léptékben is fennáll. Az orchideák rendszertani-, virágbiológiai-, ökológiai-, és filogenetikai szempontból a legintenzívebben kutatott virágos növénycsaládok közé tartoznak. Különleges, kutatókat inspiráló természetüket talán mindenki másénál hívebben fejezik ki Charles DARWIN posztumusz önéletrajzában (2005: 335.) megjelent szavai: '*I never was more interested in any subject in all my life than in this of Orchids*'.

A kosborfélékkel éles ellentétben állnak az alig ismert látonyafélék, amelyet a család európai reprezentánsainak, a névadó látonya (*Elatine*) nemzetségnek kapcsán MARGITTAI Antal (1939) fejtett ki a legszemléletesebben: „Az átelleneslevelű *Elatine*nek flóránk legkritkább tagjai. Sok botanikus egész életén át botanizál és *Elatinet* a természetben nem lát, s ha lát, legtöbbször csak néhány gyepet. Flóránk üstököseinek nevezhetném, melyek ma itt vagy ott egy szerencsés botanikus szemei elé kerülnek, azután eltűnnek és csak évek vagy évtizedek múlva jelennek meg újra.”

A tendenciát szemléletesen mutatja, hogy internetes keresőprogramok sokszorosan több találatot adnak az orchideákkal kapcsolatos keresőszavakra, mint az 'Elatine'-kkel kapcsolatosakra (1. táblázat).

1. táblázat. A *Google Scholar* találatai az 'Orchid' és az ('Elatine' + 'Elatinaceae') szavakra publikációk és idézetek címeiben, illetve a *Scopus* találatai az 'Orchidaceae' és az 'Elatinaceae' szavakra 1970 és 2009 között, évtizedes bontásban (2013. január 15-ei állapot).

Google Scholar	1970–1979	1980–1989	1990–1999	2000–2009	Összesen
'Orchid'	801	1440	1660	2920	6821
'Elatine' + 'Elatinaceae'	13	28	19	29	89
'Orchid' / ('Elatine' + 'Elatinaceae') arány	61,6	51,4	87,4	100,7	76,6

Scopus	1970–1979	1980–1989	1990–1999	2000–2009	Összesen
'Orchidaceae'	41	86	347	811	1285
'Elatinaceae'	0	0	2	5	7
'Orchidaceae' / 'Elatinaceae' arány	-	-	173,5	162,2	183,6

Az értekezésben e két család példáin keresztül szeretném bemutatni, hogy a hazai flóra korántsem tekinthető megfelelően feltártnak, hiszen még az előzetesen igen jól ismertnek vélelmezett kosborfélék családja is bőven szolgáltat tudományos 'novum'-nak tekinthető információkat és a fajok hatékony védelméhez szükséges információk a legtöbb esetben még ennél a családnál is hiányoznak.

Manapság gyakran esik szó a hazánkra vagy térségünkre különösen jellemző, 'csak nekünk fontos' *hungaricum*-ok kutatásáról, illetve hogy ezek a témák mennyire tarthatnak számot a nemzetközi tudományosság érdeklődésére (lásd például RÓZSA Lajosnak a 9. Magyar Ökológus Kongresszus vitaestjén, Keszthelyen 2012. szeptemberében tartott, „Van-e konfliktus a hungarikumok kutatása és a nemzetközi témák kutatása között?” című előadását, összefoglaló: <http://okologiablog.hu/node/116>). Értekezésem e témához is adalékokkal szolgál, hiszen több esettanulmány kifejezetten hazai adatokon alapul és olyan témákat érint, amelyek magyar specialitásnak tekinthetők.

2 Az értekezés felépítése

Az értekezés az Orchidaceae és az Elatineaceae európai képviselőivel kapcsolatos 11 referált nemzetközi publikáció (köztük 7 első és 3 utolsó szerzős cikk) eredményein alapul (3–12. fejezet). A disszertáció egyes fejezetei rendszerint egy-egy közlemény adatait tartalmazzák (kivétel a 6. fejezet, amely 2 cikk adatait összegzi). A disszertáció alapjául szolgáló publikációk különböző megközelítésben, eltérő típusú kérdésekre keresnek válaszokat, jelentősen eltérő módszertan felhasználásával. Emiatt az egyes fejezetekben egyenként, külön alfejezetekben mutatom be a tudományos háttér, a módszertant és az eredményeket. A 3–8. fejezetek az orchideákkal kapcsolatos, a 9–12. fejezetek pedig ez *Elatine*-fajokhoz kötődő kutatásokat tárgyalják.

A 3. fejezet a Magyarországi Orchideák Herbárium Adatbázisa létrehozásának alapjait, adatstruktúráját, valamint a tudománytörténeti eredményeket és néhány példán keresztül a felhasználás lehetőségeit mutatja be (MOLNÁR V. *et al.* 2012a).

A 4. fejezetben a herbárium adatbázis felhasználásával elemezzük a magyarországi orchideák klímaválasztát és életmenetjellemezőit, mint az éghajlatváltozásra bekövetkező virágzásfenológiai eltolódás prediktorait (MOLNÁR V. *et al.* 2012b).

Az 5. fejezet egy, a mediterrán orchideáknak a recens klímaváltozás által indukált, Európán belüli észak felé történő terjeszkedésének tendenciájába jól illeszkedő váratlan eseményt, a mediterrán *Ophrys bertolonii* magyarországi felbukkanását dokumentálja (MOLNÁR V. *et al.* 2011).

A 6. fejezet két egymással szorosan összefüggő kérdést jár körül. Egyrészt – tisztázva egy évszázados nevezéktani tévedést – a Krím-félszigetről leírt *Himantoglossum caprinum* tipizálását adja (SRAMKÓ *et al.* 2012), másrészt a korábban ezzel a névvel illetett, de valójában leíratlan fajt (*Himantoglossum jankae*) mutatja be (MOLNÁR V. *et al.* 2012c).

A 7. fejezetben az *Ophrys fuciflora*-fajkomplex hazai képviselői esetében nukleáris riboszomális DNS ITS szakaszának egyeden belül észlelt szekvenciaváltozatait, mint az interspecifikus hibridizáció bizonyítékait mutatjuk be (GULYÁS *et al.* 2005).

A 8. fejezetben molekuláris filogenetikai eszközökkel bizonyítjuk a vitatott megítélésű *Ophrys kotschyi* ciprusi bennszülött voltát, és bemutatjuk, hogy egyes szerzők által az előbbi alfajának tekintett más mediterrán taxonok virágmorfológiai hasonlóságát az azonos megporzó által indukált konvergens evolúció okozza (SRAMKÓ *et al.* 2011b).

A 9. fejezet az elsőként Kitaibel Pál által megtalált, majd közel egy évszázad múltán Moesz Gusztáv által *Elatine hungarica* néven leírt faj nevének tipizálását és a faj azonosítása szempontjából kiemelkedő fontosságú magmorfológiai elemzését adja (MOLNÁR V. *et al.* 2013a).

A 10. fejezet ugyancsak az *Elatine hungarica*-val, annak közép-európai elterjedésével foglalkozik és kulcsfontosságú környezeti faktorok (csapadék és belvízi elöntés) hatását vizsgálja a faj rapszodikus megjelenésére (TAKÁCS *et al.* 2013a).

A 11. fejezet egy nemzetközi vörös listás *Elatine*-faj, a korábban csak Lampedusa, Málta és Gozo szigetéről ismert *E. gussonei* új szicíliai előfordulásáról számol be (MOLNÁR V. *et al.* 2013b) és elsőként szolgáltat adatokat a tetramer virágú európai *Elatine* fajok filogenetikai viszonyaihoz. A nrDNS ITS szakaszának direkt szekvenálása egyrészt megerősítette az *E. gussonei* szicíliai jelenlétét, másrészt e faj, valamint az *E. macropoda* és az *E. hydropiper* faji önállóságát.

A 12. fejezet a kontinentális időszakos tavak természetvédelmi értékelését adja edényes vegetációjuk alapján. A Pannon-medencében a belvizes szántókon és rizsföldeken kialakuló élőhelyek növényzetének diverzitását elemezve kimutattuk, hogy jelentős természetvédelmi értéket képviselnek (LUKÁCS *et al.* 2013).

A dolgozatban bemutatott eredmények csapatmunka eredményeként jöttek létre, emiatt az eredmények ismertetésekor többes szám első személyben írok.

Az értekezésben szereplő fényképek és ábrák esetében csak akkor tüntetem fel a készítő nevét, ha az nem a saját munkám.

3 A Magyarországi Orchideák Herbáriumi Adatbázisa

3.1. Bevezetés

A herbárium évszázadok óta a botanikai kutatás eszköztárának nélkülözhetetlen és felülmúlhatatlan része (LINNAEUS 1751: 7.). A növénygyűjteményekre eleinte elsősorban mint a növények megismerésének legjobb eszközére, a rendszertani kutatás összehasonlító anyagára és az egyes taxonok elterjedésének dokumentumára tekintettek, de mára bebizonyosodott, hogy egyéb ismeretek tekintetében is felbecsülhetetlen tudományos értéket képviselnek.

A herbáriumok – nyilvánvalóan – értékes adatokat tartalmaznak taxonómiai és florisztikai szempontból, de lehetséges más, kevésbé közvetlen felhasználásuk is (TAKÁCS *et al.* 2013b). Az alábbiakban néhány nemzetközi példát sorolunk fel, kifejezetten az orchideák köréből. A gyűjtések révén a taxonok fenológiai szempontból jellemezhetők jelentős időtávlatban, ami felbecsülhetetlen az éghajlatváltozás tanulmányozása során (ROBBIRT *et al.* 2011, részletesebben lásd a 4. fejezetben). A herbáriumi lapok fontos információkat nyújthatnak a veszélyeztetett taxonok korábbi időszakokra jellemző termésképzéséről (FARRELL 1985: 1050.). Fontos szerepük van a fajok történeti elterjedésének dokumentálásában, amely lehetővé teszi, hogy állományaik visszaszorulása szempontjából értékeljük a fajokat, összehasonlítva a történeti és recens adatokat (JACQUEMYN *et al.* 2005, KULL & HUTCHINGS 2006).

Munkánk során célul tűztük ki a hazai herbáriumokban található kosborfélék adatainak digitális dokumentálását, adatbázisba vitelét és összehasonlító értékelését.

3.2. Anyag és módszer

18 magyarországi közgyűjtemény orchideáit archiváltuk 2010-ben digitális fényképeken és létrehoztuk a Magyarországi Orchideák Herbáriumi Adatbázisát (MOLNÁR V. *et al.* 2012a).

A fényképek alapján a Magyarország területére eső lapok következő adatait rögzítettük: Fajnév a céduláról; Gyűjtő neve; Határozó / revideáló neve; Gyűjtés éve;

Gyűjtés hónapja; Gyűjtés napja; Gyűjtemény neve. Az adatbázisban a következő származtatott információk szerepelnek: Faj érvényes neve; Alfaj neve; Település; a Közép-Európai Flóratérképezés 5 × 5 km-es kvadrátjának (NIKLFELD 1971) kódja.

3.3. Eredmények és értékelésük

Hazánkban a herbáriumi anyag nagyfokú koncentrálódása figyelhető meg, a legnagyobb gyűjtemény (BP) az orchideák esetében több lappal rendelkezik, mint az összes többi herbárium együttevve (2. táblázat). Ez jelzi az MTM Növénytára gyűjteményének jelentőségét és értékét a kárpáti-pannon térség flórájának ismerete szempontjából. Ennek ellenére az összes áttekintett gyűjteményben találtunk olyan lapokat, amelyek másodpéldányaival egyetlen más gyűjteményben sem találkoztunk. Az adatbázis 54 faj összesen 7658 rekordját tartalmazza, amelyek 449 gyűjtőtől és Magyarország valamennyi megyéjéből származnak.

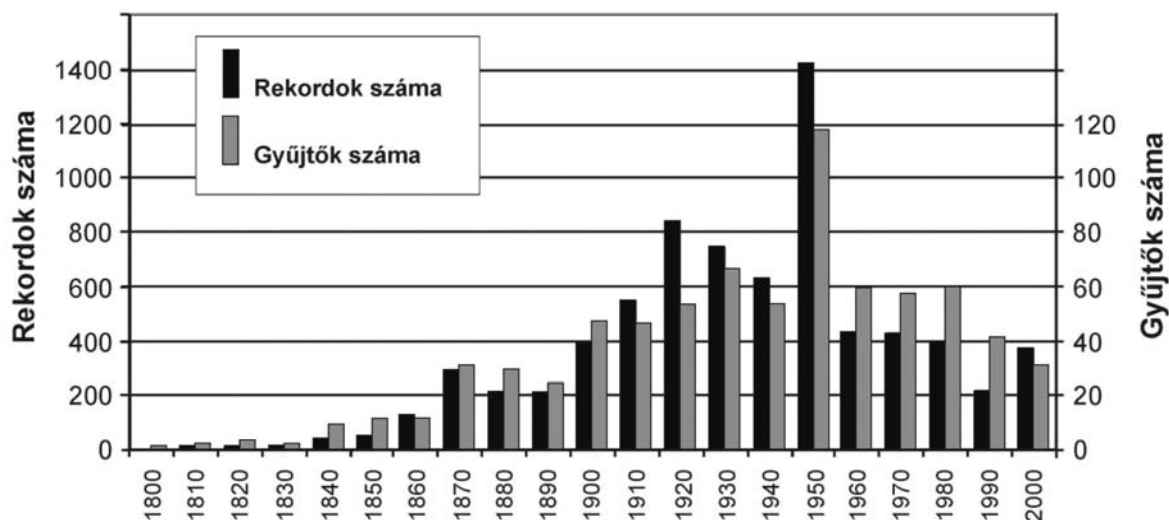
2. táblázat. A feldolgozott herbáriumok fontosabb adatai.

Intézmény	Rövidítés	Rekordok száma	Időtávlat	Gyűjtők száma	Fajok száma	Megyék száma
MTM Növénytár, Herbarium	BP	4354	1804–2009	258	53	20
Carpato-Pannonicum, Budapest	DE	666	1878–2009	68	45	18
Debreceni Egyetem, Debrecen	BPU	337	1873–2005	35	46	15
ELTE Füvészkert, Budapest	SZIE	294	1868–1978	49	38	15
Szent István Egyetem, Gödöllő	SZE	279	1837–1994	23	36	14
Móra Ferenc Múzeum, Szeged	SAMU	263	1845–2003	19	35	11
Savaria Múzeum, Szombathely	JPU	242	1810–1981	60	41	14
PTE Növényrendszertani és Geobotanikai Tanszék, Pécs	ZIRC	241	1949–2001	20	32	5
Bakonyi Természettudományi Múzeum, Zirc	MM	239	1954–1999	14	38	12
Mátra Múzeum, Gyöngyös	CORV	194	1885–1952	8	37	14
Corvinus Egyetem, Budapest	PECS	112	1914–2009	8	27	5
Janus Pannonius Múzeum, Pécs	EGR	106	1868–1979	6	35	13
EKF Növénytani Tanszék, Eger	NYME	80	1870–1971	20	31	9
Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron	DRK	67	1922–1962	12	20	7
Református Kollégium és Gimnázium, Debrecen	SMMI	57	1970–2005	9	20	7
Somogy Megyei Múzeumok Igazgatósága, Kaposvár	KFM	54	1926–1967	4	31	9
Kazinczy Ferenc Múzeum, Sátoraljaújhely	BCS	39	1910–2004	8	15	10
Munkácsy Mihály Múzeum, Békéscsaba	DMD	34	1952–1978	1	14	6
Déri Múzeum, Debrecen						

3.3.1. A gyűjtés időbeli intenzitása

Az azonosíthatatlan korú rekordok száma 23 (0,3%). 232 rekord (3%) a 19. századból, 20 rekord (0,3%) pedig a 20. századból származik, de ennél nagyobb pontossággal a gyűjtés ideje nem azonosítható. A példányok csaknem 90%-a esetében a gyűjtés ideje napra pontosan ismert.

Az adatbázisban szereplő legrégebbi lap 1804. júniusából származik, a legfrissebb pedig 2009. júliusából. Az első ötven évből csak 19 esztendőből (1804, 1810, 1816, 1825–1827, 1836, 1841–1847, 1849–1854) maradtak fenn legalább éves pontossággal azonosítható lapok. 1856 óta viszont minden évből vannak gyűjtések. A több mint két évszázad során a herbáriumi gyűjtés intenzitása jelentős ingadozásokat mutatott, amely természetesen nem független az ország politikai-gazdasági helyzetétől sem, és a Magyarországon folyó florisztikai és rendszertani kutatások indikátorának is tekinthető.



1. ábra. A rekordok és a gyűjtők száma évtizedes bontásban.

A Kiegyezés (1867) környékén (1860–1870-es évek) volt a gyűjtés intenzitásában egy kisebb csúcs, amely elsősorban Filarszky Nándor, Simonkai Lajos, Vrabélyi Márton, Szépligeti Győző és Tauscher Gyula Ágoston tevékenységének köszönhető, de innentől kezdve már megtalálhatók például Jurányi Lajos, Feichtinger Sándor és Borbás Vince lapjai is. Külön ki kell emelni a korszakban jellemző átlagnál sokkal

pontosabban lokalizált és datált gyűjtéseket Tauscher Gyula Ágostontól és Vrabélyi Mártontól. Mindkettejük anyagában bőven találhatók florisztikai „csemegék” is és Vrabélyi gyöngybetűkkel írt cédulái tudományos értékükön túl esztétikai élményt is jelentenek. Az 1880-as évektől az 1920-as évekig folyamatosan nőtt a Magyarországon évtizedenként gyűjtött orchideák száma. Az 1930-as és 1940-es években a gazdasági nehézségek és a világháború miatt visszaesés következett be a gyűjtött lapok számában. Mind a gyűjtött növények száma, mind pedig a gyűjtőmunkában részt vevő kutatók száma az 1950-es években érte el a valaha volt maximumot. (Valójában a legnagyobb gyűjtőmunka 1947 és 1955 között folyt, ebben az időszakban évente átlagosan 160 lapnyi orchideát gyűjtöttek tudományos célból, 1956-tól kezdődően a gyűjtés intenzitása mintegy felére csökkent.) A magyarországi orchidea-gyűjtés „hőskorának” jellemzője Soó Rezső tanítványainak és munkatársainak (Máthé Imre, Felföldy Lajos, Borsos Olga, Jakucs Pál, Simon Tibor, Pócs Tamás, Pólya László, Jeney Endre, Vida Gábor, Priszter Szaniszló, Kárpáti Zoltán) kiterjedt gyűjtőmunkája, valamint erdész-botanikusok (Majer Antal, Csapody István, Szodfridt István, Tallós Pál, Szy Ferenc, Vancsura Rudolf), a Növénytar munkatársainak (Jávorka Sándor, Zólyomi Bálint, Baksay Leona, Ujhelyi József, Stieber József, Szujkó-Lacza Júlia), valamint autodidakta botanikusok (Károlyi Árpád, Bánó Lehel, Moldvai Rezső, Szalai Miklós, Vajda László) tevékenysége. Nagyon jelentős szerepük volt az általában „alkalmazott botanikai” területen dolgozó, de emellett intenzíven herbarizáló kutatóknak is, mindenek előtt Boros Ádámnak, valamint Papp Józsefnek, Péntes Antalnak és Siroki Zoltánnak. A gyűjtött kosborfélék száma azzal párhuzamosan csökkent az 1960-as, az 1970-es és az 1980-as években, ahogy a magyarországi botanikusok figyelme a flórakutatásról és a rendszertanról más tudományterületekre (vegetációtudomány, ökológia, produkció-biológia) terelődött. Ennek az időszaknak jelentős gyűjtői az autodidakta Gotthárd Dénes, a múzeológus Csongor Győző, Galambos István és Bánkuti Károly. Az 1990-es évektől ismét megélnéülő flórakutatás nem járt a herbáriumi gyűjtés jelentős fellendülésével. Ennek oka valószínűleg nem elsősorban a veszélyeztetett fajok 1980-as évektől kezdődő jogszabályi védettsége, hiszen a herbárium-készítés sajnálatos módon más, nem védett taxonok esetében is „kiment a divatból”. (Emellett lehetséges, hogy a

fényképezésnek, mint dokumentációs eszköznek az elterjedése is hozzájárult a gyűjtések számának csökkenéséhez.) Bár az új évezred első évtizedében a gyűjtött lapok száma emelkedett az 1990-es évek mélypontjához képest, a gyűjtők száma az 1980-as évek óta folyamatosan csökken. A herbáriumi gyűjtés csökkenése nem kizárólag magyar sajátosság, a jelenséget Észak-Amerikában is kimutatták és elemezték veszélyét a biodiverzitás-kutatásra (PRATHER *et al.* 2004).

3.3.2. A gyűjtés területi megoszlása

Magyarország valamennyi (19) megyéjéből és az önálló közigazgatási egységnek számító Budapest területéről gyűjtöttek orchideákat, de a gyűjtés területi megoszlása rendkívül egyenlőtlen.

A főváros közigazgatási területéről és Pest megyéből származik a gyűjtések mintegy 34%-a, míg Jász-Nagykun-Szolnok, Békés, Tolna és Nógrád megyéből összesen nem egészen 2 százaléka. Míg a Cserhát hegységből (Nógrád megye), vagy egész Tolna megyéből alig néhány herbáriumi lap dokumentálja az orchideák előfordulását, addig egyes, számos botanikus által „zarándokhelyként” felkeresett „szentély-területről” lapok sokasága áll rendelkezésre. Ezt jól példázza, hogy a Szabolcs-Szatmár-Bereg megyei gyűjtéseknek csaknem fele (48,2%-a) egyetlen község, Bátorliget határából származik. A gyűjtések nagyfokú egyenlőtlenségének oka nem csupán a különböző megyék eltérő nagysága és orchideákban való eltérő gazdagsága, hanem szerepet játszik benne például megközelíthetőségük is.

Az egyes területek kutatottságát a fajszámnál jobban jellemzi a következő három tényező: i.) a gyűjtött lapok száma; ii.) a gyűjtők száma; és iii.) a gyűjtés időtávlata. Ha ezt a három tényezőt viszonyítjuk az egyes megyékben kimutatott fajok számához (3–4. táblázat), akkor látható, hogy gyengébben kutatott területek akadnak azok között a megyék között is, ahol egyébként a kimutatott fajok száma nem a legalacsonyabb. Ilyenek például Nógrád megye (21 faj), Tolna megye (16 faj) vagy Komárom-Esztergom megye (36 faj). Ezek a területek feltehetően kevésbé feltártak, mint például Hajdú-Bihar megye (11 faj), Csongrád megye (9 faj). Mindez felhívhatja a jelen kutatóinak figyelmét arra, hogy mely területek feltárására érdemes a jövőben összpontosítaniuk.

3. táblázat. A magyarországi megyékben gyűjtött orchidea-anyag jellemzői.

Megye	Rekordok száma	Fajok száma	Gyűjtők száma	Időtávlat	Évek száma
Budapest	1316	43	134	1826–2009	183
Pest	1283	36	138	1810–2007	197
Veszprém	709	42	100	1844–2009	165
Borsod-Abaúj-Zemplén	627	37	85	1871–2009	138
Heves	491	35	88	1818–2003	185
Győr-Moson-Sopron	413	36	64	1825–2007	182
Baranya	387	34	86	1804–2009	205
Bács-Kiskun	380	24	59	1872–1995	123
Zala	365	31	42	1846–2009	163
Vas	324	29	51	1882–2003	121
Fejér	275	33	52	1869–2009	140
Komárom-Esztergom	240	36	33	1837–2007	170
Szabolcs-Szatmár-Bereg	195	21	30	1861–2004	143
Somogy	195	21	46	1912–2006	94
Csongrád	139	9	20	1901–1993	92
Hajdú-Bihar	131	11	27	1903–2007	104
Nógrád	73	21	31	1870–2005	135
Tolna	36	16	16	1871–2002	131
Békés	31	9	4	1921–2002	81
Jász-Nagykun-Szolnok	6	3	5	1988–2004	16

3.3.3. A gyűjtők

Az adatbázisban található lapok közül 234 gyűjtője ismeretlen ill. nem azonosítható, a fennmaradó rekordok 449 botanikustól származnak. Az egyes gyűjtők nevéhez köthető lapok száma igen nagy különbségeket mutat, amit jelez, hogy 36%-uktól mindössze egyetlen lap áll rendelkezésre, ugyanakkor az adatok kétharmada mintegy 10%-uktól származik.

A Magyarország területéről származó herbáriumi orchidea-példányok közel felét 30 botanikusnak köszönhetjük, akik kivétel nélkül más hajtásos növényeket is gyűjtöttek, sőt többük mohákat, zuzmókat is. Nemcsak a fajok és példányok száma, valamint szinte az egész országra kiterjedő tevékenység miatt emelkedik ki közülük az elsősorban mohakutatóként ismert Boros Ádám, hanem tevékenységének időtávlata tekintetében is. Első orchidea példányait 13 évesen szedte és préselte, az utolsót pedig 68 éves korában (5. táblázat).

4. táblázat. A magyarországi megyék orchideafldrájának kutatottsága
herbáriumai adatok alapján.

Megye	A. Rekordok száma / fajok száma	B. Gyűjtők száma / fajok száma	C. Fajszám / évek száma	Kutatottság (A + B + C)
Pest	35,64	3,83	0,18	39,7
Budapest	30,6	3,12	0,23	34
Veszprém	16,88	2,38	0,25	19,5
Borsod-Abaúj-Zemplén	16,95	2,3	0,27	19,5
Bács-Kiskun	15,83	2,46	0,2	18,5
Csongrád	15,44	2,22	0,1	17,8
Heves	14,03	2,51	0,19	16,7
Hajdú-Bihar	11,91	2,45	0,11	14,5
Baranya	11,38	2,53	0,17	14,1
Győr-Moson-Sopron	11,47	1,78	0,2	13,5
Zala	11,77	1,35	0,19	13,3
Vas	11,17	1,76	0,24	13,2
Somogy	9,29	2,19	0,22	11,7
Szabolcs-Szatmár-Bereg	9,29	1,43	0,15	10,9
Fejér	8,33	1,58	0,24	10,2
Komárom-Esztergom	6,67	0,92	0,21	7,8
Nógrád	3,48	1,48	0,16	5,1
Békés	3,44	0,44	0,11	4
Jász-Nagykun-Szolnok	2	1,67	0,19	3,9
Tolna	2,25	1	0,12	3,4

3.3.4. Taxonok

A herbáriumai lapokon látható növényeket 7469 esetben sikerült faji szinten identifikálni. A fennmaradó 189 rekord döntő többsége (184) *Epipactis*, további 5 esetben pedig leveles ill. termései állapotú gumós növényről van szó, virágok nélkül. Az adatbázisban 54 faj 15 656 példányának (vagy hajtásának) adatai szerepelnek. A 7658 rekord közül 492 esetben (6,4%) történt taxonómiai revízió, amely más kritikus rendszertani csoportokkal (például harasztokkal, látonyákkal, arankákkal) összehasonlítva nem kifejezetten magas arány.

5. táblázat. A magyar orchideaflóra legeredményesebb gyűjtői.

Gyűjtő	Gyűjtött példányok száma	Megyei száma	Gyűjtött fajok száma	Időtávlat
Boros Ádám (1900–1973)	666	18	40	1913–1968
Soó Rezső (1903–1980)	245	16	33	1922–1965
Jávorka Sándor (1883–1961)	238	15	39	1903–1954
Károlyi Árpád (1907–1972)	222	10	33	1944–1966
Bauer Norbert (1973–)	194	9	33	1999–2009
Jeney Endre (1934–2004)	187	16	31	1953–2001
Siroki Zoltán (1906–1987)	163	11	32	1939–1984
Papp József (1900–1985)	162	15	32	1935–1964
Kárpáti Zoltán (1909–1972)	157	12	32	1929–1952
Gotthárd Dénes (1905–2002)	153	9	32	1965–1992
Csongor Győző (1915–1997)	153	8	23	1947–1991
Zsák Zoltán (1880–1966)	148	11	31	1908–1940
Filarszky Nándor (1858–1941)	148	20	27	1871–1929
Polgár Sándor (1876–1944)	139	6	32	1898–1941
Degen Árpád (1866–1934)	130	9	32	1898–1932
Galambos István (1949–)	120	5	28	1973–2000
Lengyel Géza (1884–1965)	112	11	29	1901–1955
Simon Tibor (1926–)	103	8	28	1947–1962
Felföldy Lajos (1920–)	102	11	20	1937–2004
Simonkai Lajos (1850–1910)	91	8	31	1870–1906
Bánó Lehel (1905–1964)	91	11	33	1934–1959
Vajda László (1890–1986)	83	12	34	1911–1954
Vida Gábor (1935–)	81	11	29	1951–1957
Kováts Ferenc (1873–1956)	77	8	21	1925–1934
Horánszky András (1928–)	75	8	26	1946–1961
Tauscher Gyula Ágoston (1833–1882)	74	4	30	1850–1879

Az adatbázisban 22 faj szerepel 150-nél több rekorddal, 17 faj 30–150 közötti adattal és 15 fajnak 30-nál kevesebb gyűjtése van (6. táblázat). A legkisebb mennyiségben gyűjtött fajok döntő többsége hazánkban ritka növény, de a fajok gyűjtési gyakorisága nem esik teljesen egybe a valós előfordulási gyakorisággal. Legnagyobb számban a feltűnő megjelenésű és viszonylag könnyen azonosítható fajok találhatók a herbáriumokban.

6. táblázat. Az adatbázisban szereplő taxonok.

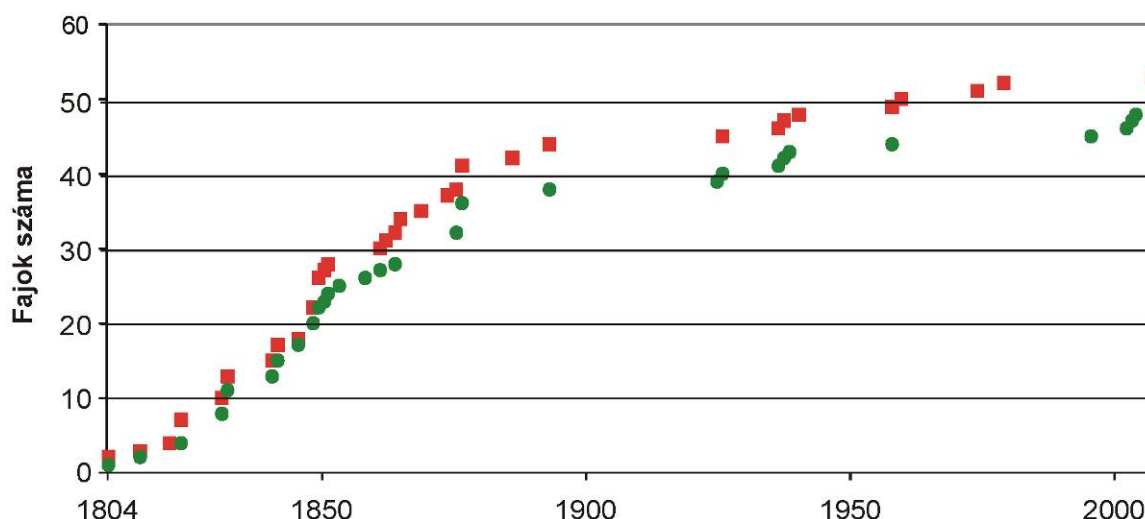
Taxon	Rekordok száma	Példányok száma	Megyék száma	Gyűjtők száma	Gyűjtemények száma	Időárvlat
<i>Anacamptis palustris</i> agg.	491	1099	19	138	18	1847–2006
<i>Anacamptis morio</i>	464	1329	20	167	18	1827–2009
<i>Platanthera bifolia</i>	356	528	18	120	17	1818–2009
<i>Cephalanthera rubra</i>	333	622	15	119	17	1836–2007
<i>Cephalanthera damasonium</i>	319	620	18	109	17	1841–2009
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	307	536	18	81	18	1845–2006
<i>Cephalanthera longifolia</i>	300	452	18	105	17	1845–2009
<i>Neottia nidus-avis</i>	298	609	17	114	18	1826–2007
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	269	569	14	91	16	1837–2009
<i>Gymnadenia conopsea</i>	264	526	14	103	14	1804–2009
<i>Orchis militaris</i>	262	448	16	90	16	1827–2005
<i>Orchis purpurea</i>	261	350	14	104	15	1827–2009
<i>Anacamptis coriophora</i>	248	826	17	96	15	1846–2009
<i>Neottia ovata</i>	243	363	18	95	18	1845–2009
<i>Ophrys sphegodes</i>	241	736	13	94	15	1845–2009
<i>Neotinea tridentata</i>	240	623	14	85	15	1804–2009
<i>Dactylorhiza sambucina</i>	195	514	10	89	14	1818–2009
<i>Limodorum abortivum</i>	191	288	12	81	16	1826–2009
<i>Epipactis helleborine</i>	186	233	16	74	14	1860–2008
<i>Epipactis atrorubens</i>	183	419	14	82	14	1810–2006
<i>Neotinea ustulata</i>	180	494	12	82	13	1837–2008
<i>Epipactis palustris</i>	175	352	13	69	14	1857–2009
<i>Orchis mascula</i> subsp. <i>signifera</i>	131	218	9	52	13	1844–2007
<i>Epipactis microphylla</i>	131	266	15	56	11	1826–2008
<i>Platanthera chlorantha</i>	123	166	15	54	11	1849–2006
<i>Dactylorhiza majalis</i>	109	255	9	46	13	1844–2001
<i>Orchis pallens</i>	98	153	10	52	13	1844–2008
<i>Dactylorhiza viridis</i>	79	210	8	40	12	1865–1999
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	68	134	11	38	12	1818–2005
<i>Epipactis purpurata</i>	67	98	11	26	10	1858–2004
<i>Traunsteinera globosa</i>	66	151	7	35	11	1861–1989
<i>Himantoglossum jankae</i>	61	77	7	37	5	1816–2007
<i>Orchis simia</i>	61	96	3	45	14	1873–2002
<i>Ophrys oestrifera</i>	45	79	4	22	8	1873–1994
<i>Gymnadenia odoratissima</i>	42	86	7	18	5	1836–2000
<i>Spiranthes spiralis</i>	46	144	9	24	9	1872–2008
<i>Ophrys insectifera</i>	44	113	6	22	11	1861–2007
<i>Epipactis voethii</i>	39	61	10	28	12	1844–2004
<i>Goodyera repens</i>	37	113	5	17	8	1890–1958
<i>Himantoglossum adriaticum</i>	26	41	4	13	6	1870–2007
<i>Corallorhiza trifida</i>	17	66	4	11	5	1890–1966
<i>Spiranthes aestivalis</i>	16	69	2	4	6	1935–1956
<i>Epipactis tallosii</i>	14	40	8	9	4	1883–2005
<i>Liparis loeselii</i>	9	14	2	4	5	1936–1974
<i>Ophrys apifera</i>	8	13	4	7	2	1873–2007
<i>Ophrys fuciflora</i>	8	12	1	2	3	1957–1960
<i>Epipogium aphyllum</i>	7	14	3	5	4	1924–1975
<i>Epipactis leptochila</i>	7	12	4	7	3	1870–1996
<i>Epipactis pontica</i>	4	9	2	2	2	1939–1952
<i>Epipactis bugacensis</i>	1	2	1	1	1	1974
<i>Epipactis albensis</i>	1	1	1	1	1	1979
<i>Epipactis futakii</i>	1	1	1	1	1	2008
<i>Malaxis monophyllos</i>	1	2	1	1	1	19. század

Azt, hogy a herbáriumokban az adott ország területéről nem ismert orchideafajok azonosítatlan példányai lappanghatnak, jól mutatja, hogy korábban a csőrös és Müller-nőszőfű (*Epipactis leptochila*, *E. muellerii*) magyarországi előfordulását herbáriumi revízió mutatta ki (HOLUB 1972). A Magyarországról az utóbbi két évtizedben előkerült, korábban a területről nem ismert 13 orchideafaj közül 7-nek azonosítatlan példányai megtalálhatók voltak a gyűjteményekben, sőt 7 fajt már évekkel, évtizedekkel sőt néha akár egy évszázaddal a taxon leírása előtt gyűjtöttek (7. táblázat).

7. táblázat. Az utóbbi időben leírt orchideafajok eddig lappangó (nem azonosított) első gyűjtései.

Faj	Hivatkozás (leírás éve)	Az első gyűjtés éve, lelőhely	Első gyűjtő
<i>Epipactis pontica</i>	TAUBENHEIM (1975)	1939, Bozsok	Jeanplong József
<i>Himantoglossum adriaticum</i>	BAUMANN (1978)	1870, Eger	Vrabélyi Márton
<i>Himantoglossum jankae</i>	MOLNÁR V. et al. (2012)	1816, Budapest	Sadler József
<i>Epipactis bugacensis</i>	ROBATSCH (1990)	1974, Zsombó	Csongor Győző
<i>Epipactis nordeniorum</i>	ROBATSCH (1991)	1957, Hidegkút	Felföldy Lajos
<i>Epipactis voethii</i>	ROBATSCH (1993)	1862, Budapest	Tauscher Gyula
<i>Epipactis tallosii</i>	MOLNÁR & ROBATSCH (1997)	1884, Budapest	Hermann Gábor

A herbáriumokban megtalálható fajok száma az 1880-as évekig meredeken, majd ezt követően kisebb mértékben emelkedett (2. ábra).



2. ábra. A begyűjtött és a faji szinten azonosított fajok számának változása az idő függvényében. A négyszögek a begyűjtött, a pontok az azonosított fajok számát jelzik.

A hazánkban kérdéses előfordulású, kipusztult fajként számontartott 2 faj (Király 2007) közül az egyik egykori hazai előfordulását herbáriumai példány igazolja. Az egylevelű lágyvirágnak (*Malaxis monophyllos*) csupán egyetlen hazai lapját találtuk, két virágzó példánnyal (BP). A lap Tauscher Gyula herbáriumából származik és Bernardus Müller gyűjtötte Szentendre mellett "erdei réten" ("*E pratis sylvestribus ad Szent Endre cottus Pesthinensis*"). A gyűjtő nyilván Müller gyógyszerész, akitől Tauscher többek között herbáriumai lapokat is vásárolt az 1860-as években (BARNÁ 2006: 18.). Így bár a gyűjtés pontos ideje nem ismert, de az tudható, hogy a példányok 1870 előttiak. E példányok alapján nincs okunk kételkedni a faj egykori magyarországi előfordulásában. Más a helyzet viszont az egygumójú minkával (*Herminium monorchis*). E fajnak két olyan lapját találtuk, amelyek elméletileg az ország mai területéről származhatnak: az egyik példányt Nendtvich Tamás (1782–1858) gyűjtötte, lelőhelyként a cédulán csupán ennyi szerepel „Hungaria” (JPU), amely tehát a korabeli Magyar Királyság területéről származik, de nem biztos, hogy az ország jelenlegi területéről. A faj másik lapja Sadler József gyűjteményéből származik, rajta két példány látható és a cédulán a "*Malaxis*" felirat mellett lelőhelyként az olvasható: "*Am Neusiedler See*" azaz a Fertő tó mellett (BP). A terület adottságait figyelembe véve a növény legvalószínűbb gyűjtési helye a tó keleti oldalán fekvő hatalmas nedves rétek (Nezsider és Illmic között) lehettek, amely terület ma Ausztriához tartozik. Ezek alapján a minkai egykori hazai előfordulását herbáriumai példány nem bizonyítja.

3.3.5. A taxonok azonosításának nehézségei

Az adatbázis alapján értékelhető, hogy mely fajok azonosítása milyen mértékben okozott nehézségeket a gyűjtőknek és az is, hogy mely fajok milyen más taxonokkal téveszthetők össze leginkább. Összesen 254 téves identifikációs fajpár-kombináció volt megtalálható. Ezek közül 152 kombináció (59,8%) csupán egy esetben, 38 kombináció (14,9%) pedig két esetben fordult elő. Ezek a tévedések esetlegesek, nem tekinthetők törvényszerűen ismétlődő, jellegzetes hibának, legtöbbször sérült, töredékes vagy a határozás szempontjából nem optimális fenológiai állapotú (például vegetatív vagy terméshes) példányok esetében fordultak elő. (Lehetséges továbbá, hogy legalább részben nem téves azonosítás, hanem cédulacsere áll mögöttük.) Voltak ugyanakkor

olyan fajpárok is, amelyek tagjait sokkal nagyobb arányban tévesztették össze egymással (8. táblázat).

8. táblázat. A legnagyobb arányban összetévesztett fajpárok.

Fajpár	2 faj össz. rekordjainak száma	Össz. tévesztés száma	Össz. tévesztés aránya (%)
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> – <i>Dactylorhiza maculata</i>	69	58	84,1
<i>Ophrys fuciflora</i> agg. – <i>Ophrys oestriifera</i>	53	12	22,6
<i>Epipactis helleborine</i> – <i>Epipactis voethii</i>	225	29	12,9
<i>Platanthera bifolia</i> – <i>Platanthera chlorantha</i>	479	60	12,5
<i>Dactylorhiza incarnata</i> – <i>Dactylorhiza majalis</i>	416	28	6,7
<i>Dactylorhiza sambucina</i> – <i>Orchis pallens</i>	293	15	5,1
<i>Epipactis atrorubens</i> – <i>Epipactis helleborine</i>	369	14	3,8
<i>Epipactis helleborine</i> – <i>Epipactis tallosii</i>	200	7	3,5
<i>Cephalanthera longifolia</i> – <i>Cephalanthera rubra</i>	633	21	3,3
<i>Epipactis atrorubens</i> – <i>Epipactis microphylla</i>	314	10	3,2
<i>Epipactis helleborine</i> – <i>Epipactis leptochila</i>	193	5	2,6
<i>Orchis militaris</i> – <i>Orchis purpurea</i>	523	13	2,5
<i>Epipactis atrorubens</i> – <i>Epipactis voethii</i>	222	5	2,3
<i>Cephalanthera damasonium</i> – <i>C. longifolia</i>	619	14	2,3
<i>Cephalanthera damasonium</i> – <i>Cephalanthera rubra</i>	652	14	2,1
<i>Gymnadenia conopsea</i> – <i>Gymnadenia odoratissima</i>	306	6	2

Az egyes fajok azonosítása terén adódó nehézségeket nem csak a tévesztések aránya jelezheti, hanem az is, hogy adott taxont hány más fajjal azonosítottak tévesen. E tekintetben is jelentős különbségek adódnak a vizsgált fajok között. 7 kosborfélélet mindössze egyetlen más fajjal tévesztettek össze, 10 taxont pedig 2–2 fajjal. A kettőnél több fajjal összetévesztett taxonokat a 9. táblázat mutatja be.

9. táblázat. Az egyes fajokkal összetévesztett más fajok száma.

Taxon	Tévesztett fajok száma	Taxon	Tévesztett fajok száma	Taxon	Tévesztett fajok száma
<i>Platanthera bifolia</i>	3	<i>Epipactis tallosii</i>	4	<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	6
<i>Orchis simia</i>	3	<i>Dactylorhiza viridis</i>	5	<i>Orchis morio</i>	7
<i>Epipactis leptochila</i>	3	<i>Cephalanthera damasonium</i>	5	<i>Anacamptis palustris</i> agg.	7
<i>Epipactis voethii</i>	3	<i>Orchis pallens</i>	5	<i>Neotinea tridentata</i>	7
<i>Ophrys sphegodes</i>	4	<i>Anacamptis coriophora</i>	6	<i>Dactylorhiza incarnata</i>	7
<i>Epipactis palustris</i>	4	<i>Gymnadenia conopsea</i>	6	<i>Orchis militaris</i>	8
<i>Epipactis microphylla</i>	4	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	6	<i>Epipactis atrorubens</i>	9
<i>Dactylorhiza sambucina</i>	4	<i>Neotinea ustulata</i> agg.	6	<i>Orchis mascula</i>	10
<i>Epipactis purpurata</i>	4	<i>Cephalanthera rubra</i>	6	<i>Dactylorhiza majalis</i>	10
<i>Ophrys oestriifera</i>	4	<i>Orchis purpurea</i>	6	<i>Epipactis helleborine</i>	13

Összefoglalásként elmondható, hogy létrehoztuk a Magyarországi Orchideák Herbárium Adatbázisát, publikáltuk a módszertant és a tudománytörténeti vonatkozásokat, bemutattuk az adatstruktúrát és néhány példán keresztül bemutattuk a felhasználás lehetőségeit.

4 A magyarországi orchideák klímaválasza

4.1. Bevezetés

Napjainkra nyilvánvalóvá vált, hogy bolygónkon korábban soha sem tapasztalt mértékű globális klímaváltozás történik (PARMESAN & YOHE 2003; ROOT *et al.* 2003; SCHRÖTER *et al.* 2005; IPCC 2007). Ennek az éghajlatváltozásnak a biológiai hatásait különböző élőlényeken már számos tanulmány dokumentálta, több közlemény számolt be a klímaváltozásra válaszként bekövetkezett fenológiai eltolódásról (például FITTER & FITTER 2002; PARMESAN 2006; POST *et al.* 2008; VÉGVÁRI *et al.* 2010).

A növények klímaválaszának megértése különösen fontos, mivel primer producensek és így alapvető alkotói majd minden földi ökoszisztémának. Ezzel összefüggésben a növényzet fenológiai változásai lehetnek a fő közvetítői a klímaváltozás állatvilágra és emberiségre gyakorolt hatásának (BONAN 2008). Másfelől, a növényekre is hatnak egyéb élőlények interakciói, mint a növényevők, élősködők és megporzók. A herbivória és a parazitizmus esetében a növények hasznát húzhatnak fenológiai eltolódásból, ha az ökológiai 'mismatch' eredményeként csökken a növényevők és élősködők által okozott károsodás mértéke. Ezzel ellentétben, a növények és megporzók között keletkező bármely fenológiai 'mismatch' jelentősen csökkentheti a megporzás hatékonyságát és így a növények reprodukciós sikerét (FITTER & FITTER 2002; HEGLAND *et al.* 2009; BARTOMEUS *et al.* 2011; RAFFERTY & IVES 2011). A napjainkban tapasztalható pollinációs krízis – rovarmegporzású növények és megporzók jelentős hanyatlása – néhány tanulmány alapján részben összefügg a klímaváltozással (DIXON 2009; ANDERSON *et al.* 2011, BARTOMEUS *et al.* 2011). Emiatt a növény–pollinátor kapcsolatokat is figyelembe kell venni a növények környezeti változásokra adott válaszainak vizsgálata során.

Az ökológiai interakciókon túl, legalább három másik tényező járul hozzá a növényfajok eltérő mértékű klímaválaszának kialakításához.

1.) Bár a legtöbb ökoszisztémában feltételezhető a növekvő hőmérséklet hatása (WALTHER *et al.* 2002), de utóbbi mértéke jelentős földrajzi változékonyságot mutat (IPCC 2007). Emiatt valószínűtlen, hogy a változó környezeti tényezők által kiváltott biológiai válaszok földrajzi skálán szemlélve egységesek legyenek, megmagyarázva, hogy miért mutatnak a különböző földrajzi környezetben előforduló fajok eltérő mértékű fenológiai válaszokat (MENZEL *et al.* 2006; ASKEYEV *et al.* 2010). Európában például, a növények tavaszi fenológiájában bekövetkezett változások esetében akár hat hetes különbséget is találtak az egyes fajok között (AHAS *et al.* 2002). Emiatt, a klímaváltozás jobb megértéséhez, a jelenleg kevésbé tanulmányozott területekről növényi fenológiai változások további vizsgálatára van szükség.

2. A klimatikus kondíciók változása nem feltétlenül egyezik meg az év különböző időszakában, még azonos helyen sem (SCHWARTZ, AHAS & AASA 2006; WALTHER 2010). Ebből adódóan, az aktív periódusokat az év különböző időszakaira időzítő növények igen eltérő klímaválaszokat mutatnak. Szezonális különbségeket a növények melegedésre mutatott reakciójában egyaránt kimutattak történeti fenológiai adatsorok vizsgálata során (FITTER & FITTER 2002; SPARKS & MENZEL 2002; WALTHER 2004) és kísérleti melegítési tanulmányokban (PRICE & WASER 1998; DUNNE *et al.* 2003; SHERRY *et al.* 2007). A kora tavasszal virágzó növények érzékenyebben reagálnak a globális változásra (FITTER & FITTER 2002; SHERRY *et al.* 2007), mivel ezek a fajok a változékonnyabb tavaszi időjáráshoz adaptálódtak. Ezt a hatást erősítheti a hőmérsékletnek az év többi időszakával összehasonlítva nagyobb mértékű emelkedése a téli és tavaszi időszakban (SCHWARTZ, AHAS & AASA 2006).

3. Egy élőlény képességét, hogy a környezeti tényezők változását kövesse, befolyásolhatják az életmenet jellemzői is. A Brit-szigetek növényfajai közül az egyévesek virágzási ideje jelentősebben korábbá vált, mint az évelőké (FITTER & FITTER 2002). E megfigyelés lehetséges magyarázata, hogy a rövidebb élettartamú fajok generációs ideje rövidebb, és emiatt a változó körülményekhez gyorsabban tudnak alkalmazkodni (BAKER 1974; JUMP & PEÑUELAS 2005). Másfelől, a hosszú életű növényfajok nagyobb mértékű fenotipikus plaszticitással rendelkezhetnek, amely a klímaváltozással összefüggő környezeti tényezők követését pontosabbá teheti, mint a rövid élettartamú fajok esetében (HOFFMANN & SGRÒ 2011). Összefoglalva, a

megporzási típus, a földrajzi elterjedés, az éven belüli aktivitás ideje és az élettartam befolyásolhatják a növények fenológiai válaszait.

Az európai talajlakó orchideák ideálisak a megporzásnak virágzás fenológiára gyakorolt hatásának tanulmányozására, mivel bár többségük ön-kompatibilis (NEILAND & WILCOCK 1999), mégis diverz megporzási módokat mutatnak: számos képviselőjük önmegporzó (beleértve az obligát és fakultatív autogámokat is), mások a pollinátorokat nektárral jutalmazzák és a fajok mintegy harmada a megtévesztés különböző módjait alkalmazza (DAFNI 1984; JERSÁKOVÁ *et al.* 2006). A megtévesztő (deceptív) orchideák virágai táplálékot adó virágokat vagy párzásra kész rovarnőstényeket utánoznak, ezáltal bírják rá a rovarokat, hogy megporozzák őket, anélkül, hogy bármilyen ellenszolgáltatást nyújtanának. A deceptív növények megporzása jelentősen különbözik a nektárral jutalmazó fajokétól, mivel a megporzásban csak a tapasztalatlan rovarok vesznek részt, amelyek még nem tanulták meg elkerülni a megtévesztő virágokat (SCHIELSTL 2005). A tanulás bizonyos időt vesz igénybe, emiatt a korábban nyíló virágzatok szaporodási sikere nagyobb lesz (JACQUEMYN *et al.* 2009), és a legkorábbi (legalsó) virágoknak nagyobb esélyük van arra, hogy megporozzák őket (VALLIUS 2000; JACQUEMYN *et al.* 2009).

Az orchideák klimatikus válasza tanulmányozásának további indoka, hogy ennek a családnak számos faja rendelkezik természetvédelmi jelentőséggel (JACQUEMYN *et al.* 2005; KULL & HUTCHINGS 2006; SWARTS & DIXON 2009). Végül, az orchideák régóta népszerűek a hivatásos és műkedvelő botanikusok körében, emiatt jelentős mennyiségű és hosszú távú herbáriumi anyag áll rendelkezésre róluk. Az ilyen gyűjtemények különösen fontosak a növények fenológiai válaszainak vizsgálatában (MILLER-RUSHING *et al.* 2006; PRIMACK & MILLER-RUSHING 2009, 2011; ROBBIRT *et al.* 2011). A valamennyi hazai hozzáférhető közgyűjtemény adatait tartalmazó Magyarországi Orchideák Herbáriumi Adatbázisa (MOLNÁR V. *et al.* 2012a) 41 faj esetében lehetőséget nyújtott hasonló vizsgálatok elvégzésére. Az adatsor több mint 170 évet fed le.

A következő kérdésekre kerestünk választ:

1.) Hogyan befolyásolja a megporzási mód a növények klímaválasztát? Valószínűsítjük, hogy az önmegporzó fajok fenológiája erőteljesebb elmozdulást

mutat, mivel ezek nem függenek a megporzóktól és így a virágzási idejükre nem hat kényszerítően a pollinátor fenológiája.

2.) A fajok földrajzi elterjedése összefüggésben van a fenológiai válasszal? Az elterjedés-típus (mediterrán vs. nem-mediterrán) és a vertikális elterjedés egyaránt olyan életmenet-jellemzők, amelyek eltérő klimatikus feltételekhez történt komplex adaptációt jeleznek. Emiatt, a különböző elterjedésű és vertikális elterjedésű fajok eltérő fenológiai válasza várható.

3.) A korai virágzású orchideák valóban jelentősebb mértékű fenológiai eltolódást mutatnak, mint a később nyíló? [Ahogy ezt virágos növények esetében korábban már tapasztalták (FITTER & FITTER 2002; SHERRY *et al.* 2007)].

4.) Miként befolyásolja az egyedek élettartama a globális klímaváltozás hatásait? A rövid élettartamúak jelentősebb ezirányú potenciálját valószínűsítették (JUMP & PEÑUELAS 2005) a gyorsabb szaporodási ciklus miatt. A rövid élettartamú orchideák erőteljesebb fenológiai választ mutatnak?

Végül, mivel korábbi tanulmányok (például WILLIS *et al.* 2008; DAVIS *et al.* 2010), a filogenetikai rokonságot kulcsfontosságúnak találták a fenológiai válaszok terén, kíváncsiak voltunk, hogyan befolyásolja a filogenetikai helyzet az orchideák fenológiai válaszát. Ezt a kérdést vizsgálándó és a fajok közös eredetéből adódó nem-függetlenség kontrolljaként, analízisünket a vizsgált taxonok molekuláris filogenetikai rekonstrukciójára alapoztuk.

4.2. Anyag és módszer

4.2.1. Meteorológiai adatok

A vizsgált időszakban az éghajlati változást Magyarországon a meteorológiai adatok elemzésével igyekeztünk jellemezni. Az átlagos havi hőmérséklet adatai National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA; <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/ghcn/v2/>) adatbázisából származtak. 1841 és 2009 között 10 meteorológiai állomás adatai találhatóak meg Magyarország területéről, amelyek adatai lefedik szinte a teljes vizsgálati időszakot, de csupán a budapesti adatsor teljes és hiánytalan. Budapest és az összes többi állomás adatai között Pearson-féle korrelációs együtthatót számoltunk az átlagos havi hőmérséklet adatok

alapján. A páronkénti összehasonlításban minden állomás adatai között a korreláció erős és szignifikáns ($r > 0,99$, $p < 0,001$, minden esetben), emiatt az elemzés során csak Budapest folyamatos adatsorát használtuk fel. Azért döntöttünk a hőösszeg, mint meteorológiai változó alkalmazása mellett, mert az biológiai szempontból fontosabb előrejelző, mint maga a hőmérséklet (ARAÚJO & LUOTO 2007). Ugyanakkor átlagos évszakos hőmérsékleti értékeket is számítottunk: a tavaszi (március-május), a nyári (június-augusztus), az őszi (szeptember-november) és a téli (december-február) hónapokra.

Más meteorológiai jellemzők (például a havi csapadékösszeg) hatását nem tudtuk vizsgálni, mivel a különböző állomások adatai közötti korreláció gyenge volt ($r < 0,25$, $p > 0,07$ minden esetben). Ebből adódóan, az egyetlen folyamatos (budapesti) adatsor a csapadék tekintetében nem jellemzi megfelelően az ország többi területeit.

4.2.2. Filogenetikai-fa rekonstrukció

A taxonok éghajlatváltozásra adott fenológiai válaszána értékelése során figyelembe vettük a filogenetikai kapcsolatok hatását (DAVIS *et al.* 2010). A filogenetikai elemzéshez a széles körben használt nukleáris riboszomális ITS régiót (BALDWIN *et al.* 1995) használtuk. A legtöbb szekvenciát a GenBank nyilvános adatbázisából nyertük. Néhány faj esetében Prof. Richard M. BATEMAN-tól kaptunk (BATEMAN *et al.* 2003) vagy magunk gyűjtötte mintákból állítottunk elő szekvenciákat (a laboratóriumi protokoll GULYÁS *et al.* 2005 munkáját követte). Az új szekvenciákat feltöltöttük a GenBank-be. Összességében mind a 41 vizsgált orchidea-taxonról rendelkezünk nrITS szekvenciával.

A 41 taxon nrITS szekvenciáinak illesztését a ClustalW algoritmussal végeztük a BioEdit v 7,0 (HALL 1999) szoftver segítségével. Az illesztésben összesen 734 pozíció található, beleértve néhány indelt is. A filogenetikai kapcsolatokat Paup v.4.0b10 (SWOFFORD 2003) programban rekonstruáltuk, heurisztikus keresés segítségével parszimónia optimalitás kritérium használata mellett.

4.2.3. Fenológiai adatok

Az archív adatokat a Magyarországi Orchideák Herbárium Adatbázisából (MOLNÁR V. *et al.* 2012a, lásd az értekezés 3. fejezetét) nyertük ki, amely a 41 vizsgált orchideafaj esetében 7658 rekordot tartalmazott. Az adatsorból azokat a rekordokat tudtuk használni, amelyek i.) napra pontosan datáltak voltak, ii.) fajra pontosan azonosítottak voltak és iii.) legalább 1 nyíló virággal rendelkező példányt tartalmaztak. Azokat a herbárium lapokat amelyek ugyanazon taxonnak, egyazon napon és lelőhelyen gyűjtött több példányát tartalmazták egyetlen rekordként vettük figyelembe. A hervadt virágokkal vagy termésekkel rendelkező példányok nem kerültek bele az elemzésbe. Mindösszesen, 5424 herbárium rekordot használtunk az elemzésben, amelyek az 1837 és 2009 közötti periódust fedik le. Mivel a herbárium célú növénygyűjtés Magyarországon éppúgy mint más régiókban (vö. PRATHER *et al.* 2004) hanyatlóban van, az utolsó évtizedekből kevesebb példány állt rendelkezésünkre. Ezek pótlására 2071 terepi megfigyeléssel egészítettük ki az adatsort. Minden elemzést elvégeztünk a recens adatok kizárásával is, azért hogy meggyőződjünk róla, hogy az adatgyűjtési módszerek különbözősége nem befolyásolta az eredményeinket (lásd az Eredmények fejezetben).

A vizsgált fajok esetében átlagosan 66 évből álltak rendelkezésünkre adatok, de a méhbangó (*Ophrys apifera*) esetében mindössze 8 évből. Emiatt ezt a fajt nem vontuk be az elemzésekbe. A legtöbb hazai orchidea tavasszal vagy nyáron virágzik, az adatsorban az egyetlen kivétel az őszi füzértekerics (*Spiranthes spiralis*), amely virágzásának átlagos középnapja szeptember 10-ére esik. Mivel ennek a fajnak a virágzásának idejére a többiekétől jelentősen eltérő klimatikus események hathatnak, szintén kizártuk az elemzésből. A többi taxonok esetében 21–126 évből álltak rendelkezésre adatok, amelyek 101–174 éves periódust fedtek le.

A virágzási időben bekövetkezett történeti változás számszerűsítéséhez két megközelítést alkalmaztunk. Először, fajonként külön Spearman rang korrelációs együtthatót számoltunk az év és az éves átlagos virágzási dátum között (a virágzás időbeli trendje, 'temporal trend of flowering'). Azért használtuk az átlagos virágzási dátumot a legkorábbi virágzási dátum helyett mert előbbi robosztusabb a populációk méretbeli különbözőségeivel és a gyűjtési ráfordítás egyenlőtlenségeivel szemben

(MILLER-RUSHING *et al.* 2008). Ez a megközelítés amiatt is szükséges volt, mert az adatbázisban számos esetben adott taxonból adott évben mindössze egyetlen rekord állt rendelkezésre (az egész vizsgálati időszakra tekintettel az összes évek 51%-ában állt rendelkezésre egynél több adat, ez az érték az egyes fajok esetében 10–75% között változott). Mindazonáltal az éves adatok jelentős időtávlatot (átlagosan 154 évet, az egyes fajok esetében 101–174 évet) fogtak át. Mivel a rendelkezésre álló időtávlat hossza és virágzás időzítésének időbeli trendje nem korrelált ($r_s = -0,20$, $n = 39$, $p = 0,223$) egymással; így nem valószínű, hogy a gyűjtési ráfordítás időbeli egyenlőtlensége jelentős befolyással lenne eredményeinkre.

Azért, hogy robosztusabban mérhessük a virágzási idő változását, alkalmaztunk egy másik megközelítést: taxononként kiszámoltuk a vizsgált időszak első és második felének átlagos virágzási dátuma közötti különbséget és az így kapott értéket függő változóként használtuk az elemzések során. Azt az eljárást 4 különböző, alternatív „határév” (1950, 1960, 1970 és 1980) figyelembevételével is megismételtük. Mivel az eredmények kvantitatíve hasonlóak (lásd az Eredmények fejezetben), részletesen csak az 1960-as határévvel végzett elemzéseket mutatjuk be. A fajspecifikus virágzási időt az adatbázis 1960 előtti adatainak Juliánus napjainak átlagolásával számoltuk. Az 1960-as év mint határérték használatát a meteorológiai adatok is támogatják (lásd az Eredmények fejezetben). A virágzási idő történeti változásának nyomonkövetésére használt két jellemző (időbeli trend és a virágzási dátum változása 1960 után) között erős pozitív összefüggés van (Spearman rang korreláció, $r_s = 0,86$, $n = 39$, $p < 0,001$).

4.2.4. Életmenet-jellemzők

A fajokat megporzástípus tekintetében – NEILAND & WILCOCK (1999) és CLAESSENS & KLEYNEN (2011) munkáit követve – három csoportba soroltuk: önmegporzók, nektártermelő rovarmegporzásúak és megtévesztő rovarmegporzásúak. Az önmegporzásba az obligát és fakultatív autogámiát is beleértettük, mivel utóbbi stratégia is potenciálisan független a megporzóktól. Az elterjedési terület alapján a fajokat HORVÁTH *et al.* (1995) alapján kategorizáltuk: a mediterrán csoportba soroltuk a mediterrán, az atlanti-szubmediterrán, és szubmediterrán taxonokat, míg a nem-mediterrán csoportba az összes többi.

A fajok vertikális elterjedésének számszerűsítéséhez a Magyarországi Orchideák Herbárium Adatbázisát (MOLNÁR V. *et al.* 2012a) használtuk; fajonként meghatároztuk a 300 méteres tengerszint feletti magassági zónában gyűjtött példányok arányát. A fajok egyedeinek élettartamát több publikált és publikálatlan forrás alapján tüntetjük fel, de nagyrészt követtük KULL & HUTCHINGS (2006) munkáját és definícióját: azokat a fajokat tekintettük rövid életűnek, amelyek genotípusaik félélet-ideje kevesebb mint 3 év és hosszú életűnek, ahol ez az érték nagyobb, mint 3 év.

4.2.5. Statisztikai elemzések

Az életmenet-jellemzők fenológiai klímaválaszra gyakorolt hatásának vizsgálatához filogenetikailag általánosított legkisebb négyzetek (PGLS; MARTINS & HANSEN 1997; PAGEL 1997, 1999) módszerét használtunk CAIC csomagban (ORME *et al.* 2009) R statisztikai környezetben (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010).

A PGLS az általánosított legkisebb négyzetek kiterjesztése, amely magában foglalja a filogenetikai kapcsolatokon alapuló fajok közötti várható kovarianciát, így kontrollálva a fajok közös leszármazását, mint az adatpontok nem-függetlenségét. A kovariancia mátrix a karakter-evolúció eredeti Brown-modelljétől eltérően módosítható, mégpedig úgy, hogy az átlón kívüli elemeit beszorozzuk a λ paraméterrel, ami módosítja a fajok közötti kovarianciát (PAGEL 1997, 1999). A λ 1-hez közeli értéke a karakter-evolúció eredeti Brown-modelljéhez hasonló felállást, míg a 0 értékhez közeledve filogenetikai függetlenséget jelez (vagyis a fajok között nincs kovariáció filogenetikai ok miatt). A λ legmegfelelőbb értéke adott tulajdonság vagy modell esetében maximum likelihood becsléssel (FRECKLETON *et al.* 2002) található meg. Ezt az eljárást használtuk a λ értékének megállapításához, amely a legjobban illik az adatokhoz minden modell esetében. A filogenetikai jelet is számszerűsítettük minden életmenet-jellemző esetében a λ maximum likelihood értékének becslésével a geiger csomag használatával R környezetben (HARMON *et al.* 2009); a statisztikai szignifikanciát likelihood hányados tesztekkel becsültük.

A prediktor változóknak a fenológiai válasz meghatározásában való relatív fontosságának értékeléséhez két különböző többváltozós modellt alkottunk a két függő változóhoz (a virágzási dátum időbeli trendje és a virágzási dátum változása

1960 után). Kölcsönhatások nélkül teszteltük az összes lehetséges kombinációt (31 lehetséges modell az öt prediktorra) és kis mintanagyságra korrigált Akaike-féle Információs Kritériumot (AIC_c) használtunk a modellek rangsorolásához (BURNHAM & ANDERSON 2002). Minden modell esetében kiszámoltuk az AIC_c különbségeket (Δ_i , a különbség AIC_c érték között a fokális modell és a legjobb modell esetében), hogy értékeljük az adott modell empirikus támogatását. Számoltuk továbbá az Akaike-féle súlyokat (w_i), hogy teszteljük a bizonyítékok hozzávetőleges erősségét (BURNHAM & ANDERSON 2002). Az Akaike-féle különbségek (Δ_i) 0-2 közötti értékei egy adott modell jelentős mértékű empirikus támogatását jelzik, míg $\Delta_i > 7$ a legalacsonyabb támogatást. Mivel egyetlen modell sem kapott döntő támogatást, viszont több modell is lényeges támogatással rendelkezett, modell-átlagolt paramétereket ($\bar{\beta}$) és feltétel nélküli standard hibát számítottunk (SE_u ; BURNHAM & ANDERSON 2002).

4.3. Eredmények

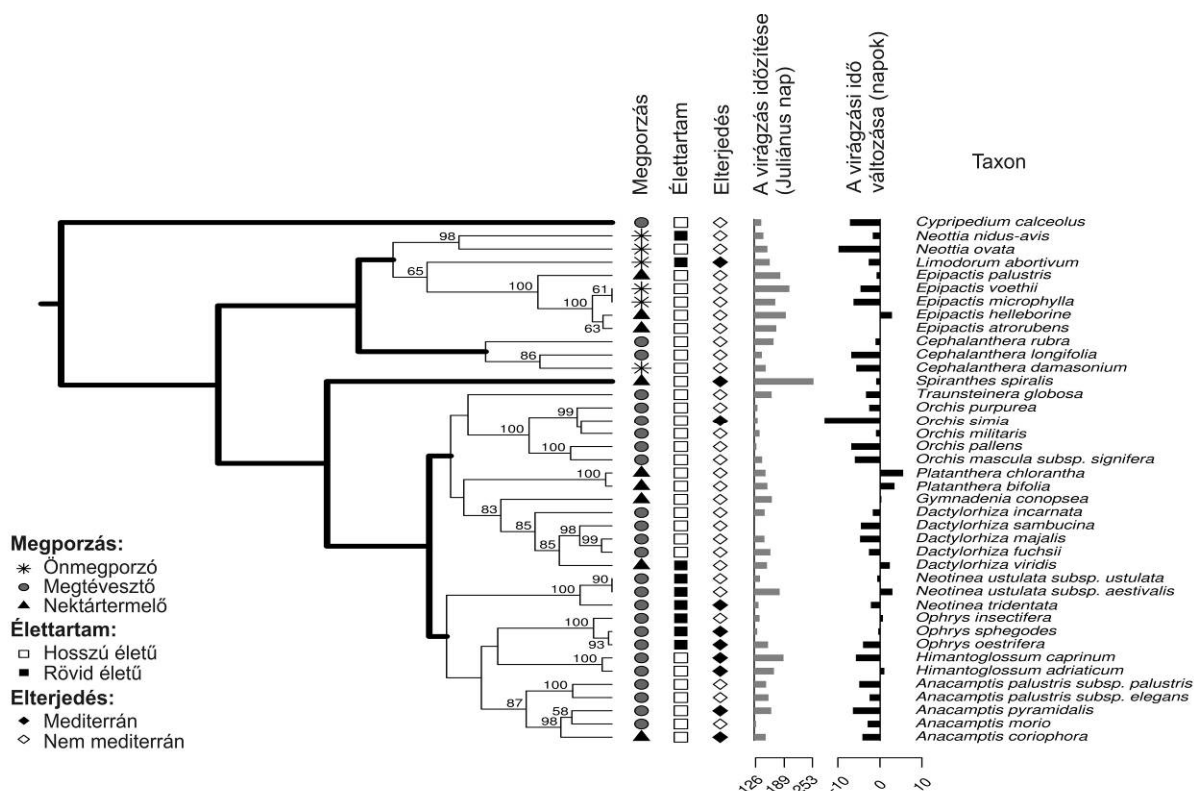
4.3.1. Klimatikus trendek

A január – májusi kumulatív hőmérséklet szignifikáns emelkedését tapasztaltuk ($R^2 = 0,028$, $b = 0,021$, $p = 0,031$, $df = 168$). Az 1960 utáni időszakban ez az érték átlagosan 1,749°C-kal magasabb, mint az 1960 előtti időszakban. Az egyetlen évszak, amelyben a hőmérséklet szignifikánsan emelkedett a tél volt ($R^2 = 0,045$, $b = 0,008$, $p = 0,05$, $df = 168$). A havi átlaghőmérséklet csak februárban ($R^2 = 0,026$, $b = 0,009$, $p = 0,035$, $df = 168$) és márciusban ($R^2 = 0,038$, $b = 0,009$, $p = 0,011$, $df = 168$) emelkedett szignifikánsan.

4.3.2. Filogenetikai fa

A topológiai kényszer mellett folytatott keresés két legrövidebb fát eredményezett (length=1466 steps, CI=0.597, RI=0.823), amelyek egymástól csak két testvérfa, (*Orchis simia* és *O. purpurea*) egymáshoz viszonyított helyzetében különböznek, amelyek esetében BATEMAN *et al.* (2008) recens és intenzív génáramlást mutattak ki. Ennek a topológiai különbségnek a triviális természetére tekintettel, csak az egyik fát használtuk a további analízisek során (3. ábra). A terminális taxonok közötti kapcsolatok jelentős mértékben megegyeznek BATEMAN *et al.* (2003; 2005) által közölt

eredményekkel. Látszólagos különbségeket találtunk három esetben: (i) a *Traunsteinera* nemzetség *Orchis* nemzetséghez viszonyított helyzetében; (ii) a *Himantoglossum* nemzetség *Anacamptis* nemzetséghez viszonyított helyzetében; (iii) az *Anacamptis pyramidalis* faj *A. morio* és *A. coriophora* fajokhoz viszonyított helyzetében. Mindezen különbségek statisztikailag nem támogatott ágakon találhatóak, mind a jelenlegi, mind pedig a korábban publikált fákon.



3. ábra. A használt maximális parszimónia alapú ultrametrikus filogenetikai fa, az életmenet-jellemzők (megporzás-típus, élettartam, elterjedés-típus) értékeinek valamint a virágzási idő és a virágzási dátum 1960 utáni megváltozásának értékével. A vastag ágak a korábban megállapított fő csoportok közötti kapcsolatokat mutatják be. A vékony ágak mellett álló számok az 1000 bootstrap ismétléssel készült fa-rekonstrukció ágainak statisztikai támogatottságát jelzik. A bootstrap érték nélküli vékony ágak statisztikailag nem támogatottak, többségi konszenzus elvén készültek.

4.3.2. A virágzási idő történeti változása

A 39 részletesen vizsgált taxon közül 29 esetben tapasztaltuk a virágzási idő negatív korrelációját az idővel (azaz a virágzás idejének előre mozdulását); közülük 10 esetében a korreláció szignifikánsan különbözött 0-tól. A fennmaradó 10 faj virágzási ideje pozitív korrelációt mutatott az idővel, de ez egy esetben sem volt statisztikai

értelemben szignifikáns. A binomiális teszt alapján az "előrejelző" virágzási idejű fajok részesedése szignifikánsan különbözik 0,5-től (0,743, konfidencia intervallum: 0,578–0,870, $p = 0,003$). Az összes vizsgált taxon átlagában, az utolsó 50 évben a virágzási idők 3,0 nappal korábbra tolódtak, mint 1960-at megelőzően. Ez az 1960 előtti adatokból számolt fajspecifikus virágzási időszak hosszának 3,8%-a. Ugyanakkor, a virágzási idő változása jelentős különbségeket mutat a taxonok között, az *Orchis simia* esetében tapasztalt 13,9 napos (12,7%-os) előrejeveteltől, a *Platanthera chlorantha* esetében tapasztalt 5,8 napos (8,6%-os) késésig (3. ábra).

A filogenetikai szignál (λ) zéró volt a virágzási idő történeti változásának mérésére használt mindkét megközelítés esetében; ugyanakkor szignifikáns filogenetikai jelet érzékeltünk a virágzási idő, a megporzástípus és az élettartam esetében (10. táblázat).

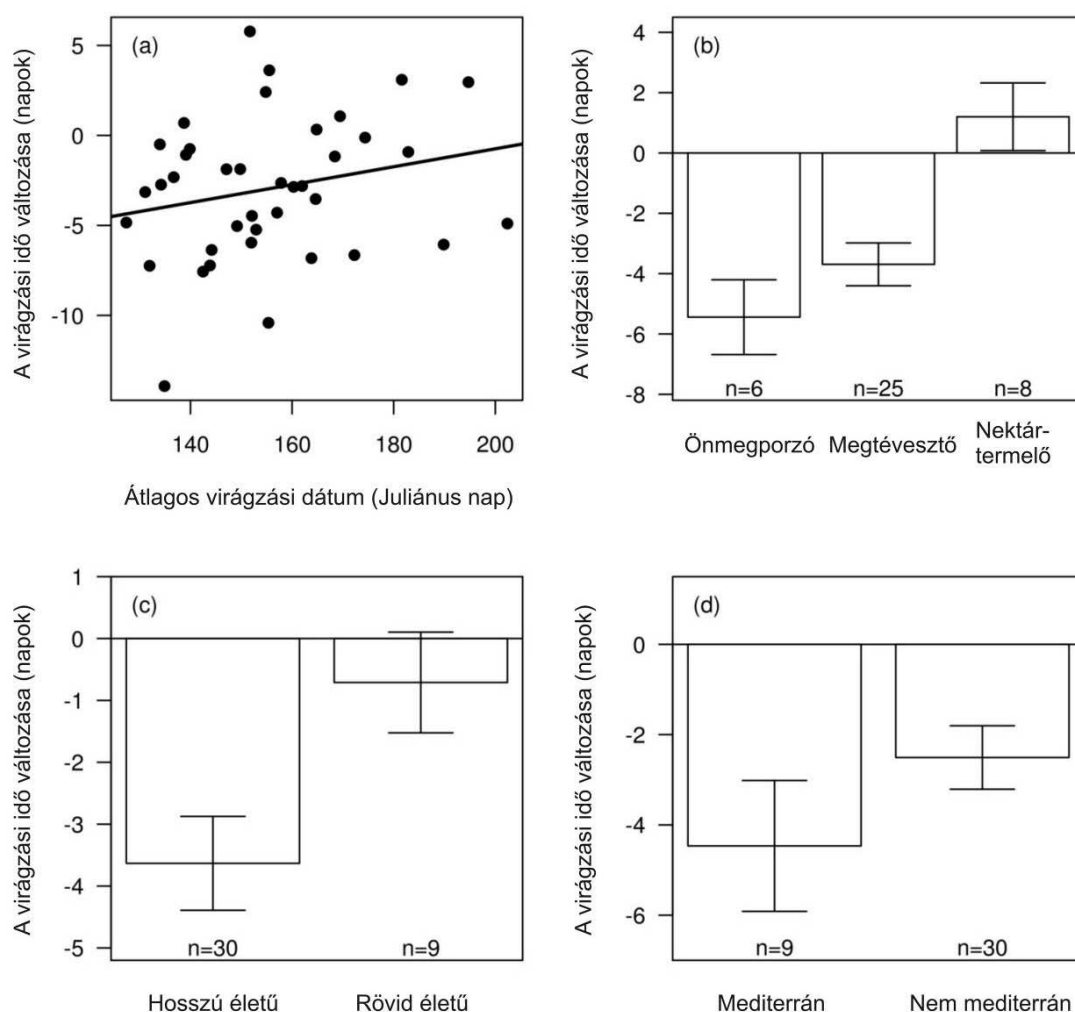
10. táblázat. A filogenetikai jel λ statisztikái a vizsgált fenológiai válasz (első két sor) és a magyarázó változók esetében. A szignifikáns lambda érték jelzi, hogy az adott változót jelentősen befolyásolja a filogenetikai rokonság.

	λ	Valószínűségi hányados	p
A virágzás időbeli trendje	0	< 0.001	NS
Virágzási dátum változása 1960 után	0	< 0.001	NS
Virágzási idő	0.56	6.85	0.009
Megporzás-típus	1	16.35	< 0.001
Elterjedés-típus	0.62	0.28	NS
Élettartam	1	13.65	< 0.001
Vertikális elterjedés	0.65	2.27	NS

A fenológiai válasz interspecifikus változékonyságát vizsgáló többváltozós elemzés alapján mindkét függő változó (a virágzás időbeli trendje, és a virágzási dátum változása 1960 után) esetében az erősen támogatott modellek (ahol $\Delta_i < 2$; BURNHAM & ANDERSON 2002) két életmenet-jellemzőt tartalmaztak: a megporzás-típust és az élettartamot (11. táblázat). Mindazonáltal, az átlagos virágzási idő és a földrajzi elterjedési típus is jelentős előrejelző, de az előbbi csak a virágzás időbeli trendje, míg az utóbbi a virágzási dátum változása 1960 után esetében.

A modellek átlagolása után, a legfontosabb tényező, amely megmagyarázza a virágzás dátumának időbeli trendjét a megporzás mód ($\Sigma = 0,975$; 12. táblázat): legjelentősebb mértékben az önmegporzó orchideák virágzásának ideje mozdult előre; a megporzókat megtévesztő fajok majdnem ilyen mértékű választ adtak, míg a

nektárral jutalmazó fajok klímaválasza volt a leggyengébb (13. táblázat). A második legfontosabb tényező az átlagos virágzási dátum ($\Sigma = 0,966$), a korán nyíló orchideák virágzása jelentősebb mértékben tolódott előre, mint későn virágzó fajoké (13. táblázat). Az élettartamnak is erős hatása van ($\Sigma = 0,958$), a rövid életű fajok klímaválasza sokkal gyengébb, mint a hosszú élettartamúaké (13. táblázat). Végül, az elterjedésnek mérsékelt módon van befolyása ($\Sigma = 0,454$; 13. táblázat), a mediterrán elterjedésű fajok klímaválasza erőteljesebb.



4. ábra. Kapcsolat a virágzási dátum 1960 utáni változása és virágzási idő (a), megporzástípus (b), élettartam (c) és elterjedéstípus (d) között.

A kapcsolat a virágzási időpontok 1960 utáni eltolódása és a négy előjelző között némileg eltérő képet mutat (12. táblázat, 4. ábra), a legfontosabb magyarázó tényező a megporzás típusa ($\Sigma = 0,999$), ezt követi az élettartam ($\Sigma = 0,992$), az elterjedési típus

($\Sigma = 0,797$) és végül a virágzási idő ($\Sigma = 0,519$). A vertikális elterjedés ismét sokkal kevésbé tűnik fontosnak ($\Sigma = 0,121$).

11. táblázat. A virágzási időpontok történeti változásainak többváltozós PGLS modellel való összehasonlítása a kis mintanagyságra korrigált Akaike-féle Információs Kritérium (AIC_c) alapján. AIC_c értékek, valamint a paraméterek száma (k, beleértve az intercept és a reziduális hiba becslését), AIC_c különbségek (Δ_i) és Akaike súlyok (w_i), kerülnek bemutatásra minden modell esetében. A $\Delta_i < 2$ -nél nagyobb értékekkel rendelkező modellek jelentős támogatást jeleznek, míg Akaike-féle súlyok annak valószínűségét becslik meg, hogy az adott modell a legjobb az aktuális modellek közül. Jelmagyarázat: VI – virágzási idő; PORZ – megporzástípus; ELT – földrajzi elterjedés; ÉT – élettartam; VERT – vertikális elterjedés.

	Változók	k	AIC_c	Δ_i	w_i	R^2_{adj}
A virágzási dátum változásának időbeli trendje						
0	VI+PORZ+ÉT	6	-45,837	0,000	0,422	0,479
1	VI+PORZ+ELT+ÉT	7	-45,638	0,199	0,382	0,525
2	VI+PORZ+ÉT+VERT	7	-42,033	3,804	0,063	0,468
3	VI+PORZ+ELT+ÉT+VERT	8	-41,390	4,447	0,046	0,512
4	VI+PORZ	5	-39,552	6,285	0,018	0,355
5	PORZ+ÉT	5	-39,431	6,406	0,017	0,340
A virágzási dátum változása 1960 után						
0	VI+PORZ+ELT+ÉT	7	206,585	0,000	0,400	0,535
1	PORZ+ELT+ÉT	6	207,104	0,519	0,308	0,491
2	PORZ+ÉT	5	209,255	2,670	0,105	0,422
3	VI+PORZ+ÉT	6	210,431	3,846	0,058	0,446
4	VI+PORZ+ELT+ÉT+VERT	8	210,774	4,189	0,049	0,523
5	PORZ+ELT+ÉT+VERT	7	211,285	4,700	0,038	0,475
6	PORZ+ÉT+VERT	6	212,372	5,787	0,022	0,417

12. táblázat. A magyarázó változók relatív jelentősége (VI – virágzási idő; PORZ – megporzástípus; ELT – földrajzi elterjedés; ÉT – élettartam; VERT – vertikális elterjedés) a magyarországi orchideák fenológiai válaszában kialakulásában az Akaike összegek (Σ) alapján.

Relatív fontosság	A virágzási dátum változásának időbeli trendje	A virágzási dátum változása 1960 után
1.	PORZ ($\Sigma = 0,975$)	PORZ ($\Sigma = 0,999$)
2.	VI ($\Sigma = 0,966$)	ÉT ($\Sigma = 0,992$)
3.	ÉT ($\Sigma = 0,958$)	ELT ($\Sigma = 0,797$)
4.	ELT ($\Sigma = 0,454$)	VI ($\Sigma = 0,519$)
5.	VERT ($\Sigma = 0,122$)	VERT ($\Sigma = 0,121$)

4.3.3. Járulékos elemzések

Vizsgáltuk a prediktor változók hatását a fenológiai válaszra három alternatív határévet (1950, 1970 és 1980) figyelembe véve. Mindhárom esetben, a megporzási típus volt a legfontosabb magyarázó tényező, míg a többi életmenet-jellemző hatása eltérő volt a különböző dátumoknál. A *Spiranthes spiralis* bevonása a vizsgálatba

elhanyagolható hatással volt az eredményekre, az időbeli trend elemzések modell szelekciója esetében tapasztaltunk enyhén növekvő bizonytalanságot.

13. táblázat. Modell-átlagolt paraméter becslések az életmenet-jellemzőknek a fenológiai válasza gyakorolt hatására. A paraméterek súlyozott átlaga és a standard hiba (SE_u), valamint a 95%-os konfidencia intervallum került feltüntetésre a támogatott modellek (ahol $\Delta_i < 7$) esetében.

	Intercept	Virágzási idő	Megtévesztő megporzás-típus	Nektártermelő megporzás-típus	Elterjedési-típus	Élettartam	Vertikális elterjedés
A virágzási dátum változásának időbeli trendje							
0	-0,819 (0,194)	0,004 (0,001)	0,124 (0,054)	0,269 (0,062)		0,139 (0,044)	
1	-1,002 (0,197)	0,004 (0,001)	0,086 (0,061)	0,225 (0,062)	0,092 (0,043)	0,159 (0,045)	
2	-0,826 (0,196)	0,003 (0,001)	0,127 (0,055)	0,27 (0,062)		0,138 (0,045)	0,044 (0,079)
3	-1,014 (0,202)	0,004 (0,062)	0,084 (0,063)	0,222 (0,047)	0,1 (0,047)	0,162 (0,084)	-0,032 (0,001)
4	-0,727 (0,212)	0,003 (0,001)	0,056 (0,069)	0,205 (0,071)			
5	-0,225 (0,054)		0,068 (0,058)	0,269 (0,069)		0,115 (0,049)	
$\bar{\beta}$ (SE_u)	-0,879 (0,248)	0,004 (0,001)	0,104 (0,062)	0,247 (0,067)	0,092 (0,044)	0,147 (0,046)	0,016 (0,091)
95% CI	(-1,365; - 0,394)	(0,002; 0,006)	(-0,018; 0,225)	(0,117; 0,378)	(0,005; 0,18)	(0,056; 0,238)	(-0,164; 0,195)
A virágzási dátum változása 1960 után							
0	-18,852 (5)	0,056 (0,028)	3,4 (1,348)	7,471 (1,509)	3,017 (1,115)	4,961 (1,127)	
1	-9,232 (1,636)		2,481 (1,328)	7,471 (1,578)	2,742 (1,158)	4,514 (1,156)	
2	-6,696 (1,318)		2,1 (1,405)	7,429 (1,682)		3,76 (1,184)	
3	-14,539 (5,173)	0,047 (0,03)	2,838 (1,454)	7,424 (1,647)		4,071 (1,176)	
4	-19,054 (5,086)	0,058 (0,028)	3,396 (1,366)	7,447 (1,529)	3,253 (1,254)	5,053 (1,161)	-0,934 (2,15)
5	-9,202 (1,709)		2,474 (1,352)	7,467 (1,604)	2,781 (1,292)	4,527 (1,187)	-0,165 (2,22)
6	-7,432 (1,579)		2,239 (1,42)	7,481 (1,69)		3,734 (1,189)	1,819 (2,128)
$\bar{\beta}$ (SE_u)	-13,604 (6,312)	0,055 (0,028)	2,868 (1,454)	7,455 (1,574)	2,914 (1,161)	4,592 (1,226)	0,043 (2,428)
95% KI	(-25,974;- 1,233)	(-0,001; 0,111)	(0,018; 5,717)	(4,371; 10,54)	(0,638; 5,189)	(2,189; 6,995)	(-4,716; 4,801)

4.4. Diskusszió

Vizsgálatunk három főbb eredménye az alábbiakban foglalható össze:

1. A magyarországi orchideák többségének virágzási dátuma korábbra tevődött a vizsgált időszakban.

2. A megporzási mód és az élettartam a legfontosabb előrejelzői a klímaválasznak, függetlenül a fenológiai változás mérésének módszerétől (13. táblázat). Emellett, a virágzási idő és az elterjedési típus járulékos prediktoroknak tekinthetők, előbbi az időbeli trend, utóbbi a virágzási idő megváltozása tekintetében.

3. A taxonok filogenetikai helyzete minden modell esetében csekély befolyással volt az időbeli trendre és a virágzási idő megváltozására.

Érdekes módon, a megporzóktól független önmegporzó orchideák önmegporzó orchideák virágzásának ideje mozdult előre, míg a rovarmegporzású fajok klímaválaszát jelentősen befolyásolták a megporzásbiológiájuk sajátosságai. A megtévesztő megporzású fajok klímaválasza csaknem ilyen mértékű volt, míg a nektárral jutalmazó fajok virágzási ideje nem változott az elemkedő tavaszi hőmérséklet hatására. Mindez konzisztens a bevezető részben felvázolt hipotézissel. A nektártermelő fajok klímaválasza a pollinátorokkal való kiterjedt kölcsönhatásaik miatt jelentős akadályokba ütközhet, ha a megporzó rovarok lassabban reagálnak az éghajlatváltozásra, mint az orchideák. Sajnos, jelenleg nem állnak rendelkezésünkre adatok, amelyek révén mindez vizsgálható volna.

A megtévesztő megporzású fajok intenzíven versengenek a tapasztalatlan megporzó rovarokért (SCHIEL 2005); ezért várhatóan nagyon érzékenyek a környezeti változásokra, amiatt, hogy képesek legyenek sikeresen szinkronizálni a virágzás idejét a megporzó rovarok első példányainak megjelenéséhez, az még azokban az években is, amikor igen korán tavaszodik. E fajok korábban virágoznak mint a nektártermelő fajok (INTERNICOLA *et al.* 2008; INTERNICOLA & HARDER 2012; PELLISSIER *et al.* 2010). Ennek megfelelően, a mi adatsorunkban a megtévesztő megporzású orchideák átlagos virágzási (gyűjtési) dátuma május 3-a, míg a nektártermelők esetében június 15-e (kontrollálva az összes többi változóra). Ennek eredményeként a megtévesztő megporzású orchideák valószínűleg könnyebben képesek követni az éghajlatváltozást, mint a nektárral jutalmazók. Ennek ellenére

további vizsgálatokra van szükség, hogy tisztázzuk a megporzási stratégiák szerepét módok a fajok fenológiai válaszaiban.

A klimatikus válasz másik fontos prediktorának találtuk az egyedek élettartamát. Előzetes várakozásunkkal ellentétben a hosszú életű fajok virágzási ideje korábbivá vált az utóbbi évtizedekben, mint a rövid életűeké. Bár ez az eredmény ellentmond annak, hogy rövidebb élettartam erősítheti a korábban virágzó egyedekre ható szelekciót (FITTER & FITTER 2002; JUMP & PEÑUELAS 2005), ez különböző elemzéseink során konzisztensnek adódott, ami arra utalhat, hogy a hosszú életű orchideák fenotípusos plaszticitása jelentősebb tényező az éghajlati érzékenység alakításában, mint az evolúciós adaptáció. Ez az eredmény – együtt GIENAPP *et al.* (2007) hasonló adataival – azt jelzi, hogy a fenotípusos plaszticitás viszonylag rövid időtávlatban is milyen fontos szerepet játszhat a klimatikus válaszok alakításában. Bizonyos értelemben ez nem is meglepő, hiszen a hosszú életű szervezetek életük során várhatóan sokkal diverzebb környezeti tényezőkkel találkoznak, mint a rövid életűek. Lehetséges, hogy emiatt képesek rugalmasabban reagálni környezeti változásokra. Nem feledhetjük azonban, hogy jelenleg csak az orchideák élettartamáról és nem fenotipikus plaszticitásuk mértékéről rendelkezünk adatokkal. Az európai orchideák epigenetikai variabilitásának mértékét csak napjainkban kezdték el kutatni (PAUN *et al.* 2010, 2011). Mivel a fenotipikus plaszticitást epigenetikai változás is okozhatja, lehet, hogy utóbbinak meghatározó szerepe van a változó környezethez történő alkalmazkodásban.

Azt tapasztaltuk, hogy a virágzási idő megváltozása tekintetében – a fenológiai válasz számszerűsítésének mindkét, általunk alkalmazott módja esetében – filogenetikai jel nem különbözött jelentősen a nullától. Ez az eredmény párhuzamba állítható azzal, hogy magyarországi madrak tavaszi vonulási dátumainak megváltozása nem tükrözött filogenetikai jelet (VÉGVÁRI *et al.* 2010).

Az a tény, hogy a hazai orchideák klimatikus válaszát vizsgálva nem találtunk filogenetikai jelet azt jelenti, hogy klimatikus hatások a magyarországi orchideák klimatikus hatásokkal szembeni érzékenységét a filogenetikai környezettől független fajspecifikus válaszként lehet kezelni. Bár egyes életmenet jellemzők (virágzási idő, megporzástípus, élettartam) külön-külön jelentős filogenetikai jelet mutattak,

egymással viszont nem korreláltak és ezért egymástól függetlennek tekinthetők. Ezért a különböző életmenet jellemzők erős és egymással ellentétes hatásai a közelrokon fajok reakciójának hasonlóságát csökkenthetik így csökkentve a fenológiai válaszban a filogenetikai jel erősségét. A filogenetikai inertia hiánya ellentétben áll WILLIS *et al.* (2008) és DAVIS *et al.* (2010) következtetéseivel, akik a klímaváltozás által vezérelt fajvesztést tanulmányozták adott területen belül. Ennek az ellentmondásnak az oka a vizsgálatok egymástól kontrasztos taxonómiai lefedettség a tanulmány:eltérő rendszertani reprezentáltságában lehet; míg a mi tanulmányunk csupán egyetlen család fajait vizsgálta, WILLIS *et al.* (2008) és DAVIS *et al.* (2010) pedig jóval szélesebb (számos családot felölelő) adatsort vizsgáltak. Ha ezt a kérdést egy lépéssel tovább vizsgáljuk, akkor felmerülhet, hogy a filogenetika a fenológiai válaszokat csak magasabb rendszertani szinten (családok között) befolyásolja? Ez a kérdés egyértelműen további vizsgálatokat tesz szükségessé. Elemzéseink azt sugallják, hogy a virágzás idő az orchideák klimatikus válaszában nem robosztus előrejelzője, mivel azt találtuk, hogy csak a virágzás időbeli trendjére van hatással, a virágzási dátum 1960 utáni változására viszont kevésbé. Ez különösen érdekes, mert más tanulmányok (például SPARKS *et al.* 2000; CLELAND *et al.* 2007), a virágzási időt a fenológiai választ jelentősen befolyásoló tényezőnek találták. Úgy véljük, hogy az eltérés oka lehet a vizsgálatba vont taxonok viszonylag kis száma. Nyilvánvaló, hogy e téren is további kutatásokra van szükség.

Azt tapasztaltuk, hogy az elterjedési típus mérsékelten összefügg a vizsgált orchideák fenológiai válaszával; a mediterrán-szubmediterrán elterjedésű fajok virágzási ideje jelentősebb mértékben lett korábbi, mint a többi fajé. Ennek a különbségnek az oka jelenleg nem tisztázott, de a mediterrán típusú elterjedés olyan életmenetbeli alkalmazkodásokat jelezhet (például a fotoperiódus, a vernalizáció terén), amelyeket a recens éghajlatváltozás preferál (FORREST & MILLER-RUSHING 2010).

Vizsgálatok alapján a fajok ternegrszint feletti magasság szerinti elterjedése egyáltalán nem befolyásolja a virágzási idő megváltozását, ami arra utalhat, hogy ez a jellemző csekély hatással van az orchideák klímaválaszára. Ez ellentmondani látszik annak az előzetes várakozásnak, hogy a nagyobb magasságokban élő fajok erőteljesebb reakciót mutatnak, hiszen a hőmérséklet gyorsabb ütemben növekszik

nagyobb magasságokban (LENOIR *et al.* 2008). Ennek ellenére nem állíthatjuk azt általánosságban, hogy a tengerszint feletti magasságnak nincs jelentősége, tekintettel arra, hogy hazánk (és így az adatsorunk) viszonylag csekély változatosságot mutat e tekintetben (76–1014 méter).

Bár vizsgálatainkat esetleg hátrányosan érinthette a mintavételezés (herbárium gyűjtés) egyenlőtlensége, a fenológiai válasz mérésére használt kétféle mérés egymással összhangban levő eredményeket adott.

Mivel a kumulatív hőmérséklet január és május között mutatott jelentős növekedést a vizsgálat időtartama alatt, eredményeink azt mutatják, hogy a hőmérséklet (például a vernalizáció révén) fontos, de nem kizárólagos szerepet játszhat az orchideák virágzási idejének megváltozásában (vö. MILLER-RUSHING & PRIMACK 2008; PRIMACK & MILLER-RUSHING 2011; ROBBIRT *et al.* 2011).

A fenológiai változás mérésére alkalmazott két eltérő módszer alapján az egyes jellemzők relatív fontosságában tapasztalt különbségek abból adódhatnak, hogy a két módszert eltérő mértékben érinti a gyűjtés intenzitás időbel változása. Figyelembe véve ezeket a lehetséges nehézségeket, úgy véljük, hogy összehasonlítva a két módszert, a vizsgált időszak első és második részének átlagos virágzási dátuma közötti különbséget kevésbé befolyásolja a mintavételi torzítás és így megbízhatóbb becslést nyújt a virágzás időzítésének változásáról.

Összefoglalásként elmondható, hogy bizonyítottuk több különböző orchideafaj virágzásfenológiájának változását (ami összefüggésbe hozható a vizsgált területen a megnövekedett hőmérséklettel). Úgy tűnik, hogy az orchideák klímaválasztát legerősebben a megporzási mód és az élettartam befolyásolja. Eredményeink szerint Magyarországon a megtévesztő rovarmegporzású vagy önmegporzó, hosszú élettartamú, korai virágzású orchideák amelyek (szub-) mediterrán elterjedést mutatnak (például *Orchis simia* vagy *Anacamptis pyramidalis*) követik a változó éghajlatot a legjobban (ezzel kapcsolatban lásd még az 5. fejezetet). Ugyanakkor a későbbi virágzású, a megporzó rovarokat nektárral jutalmazó és rövid élettartamú fajok, amelyek nem mediterrán típusú elterjedéssel rendelkeznek (mint a *Dactylorhiza viridis*) nem, vagy kevésbé markánsan reagálnak ezekre a változásokra.

'The minute seeds within their light coats are well fitted for wide dissemination'
DARWIN C. (1899): *The various contrivances by which Orchids are fertilised by insects...* – Murray, London. p. 278.

5 A mediterrán *Ophrys bertolonii* megjelenése Magyarországon

5.1. Bevezetés

2010. május 7-én a Turjánvidéken a Bertoloni-bangó egyetlen virágzó példánya került elő (5. ábra). A faj Magyarországból ismeretlen volt, legközelebb az Adriai-tenger partvidékén (mintegy 450 km távolságban) élnek állományai.

Az *Ophrys bertolonii*-t Olaszország területéről (Genova környékéről) és Szicília szigetéről (Palermo mellől) Giuseppe L. Moretti írta le (1823) és Antonio Bertoloni (1775–1869) olasz botanikus tiszteletére nevezte el, aki korábban *Ophrys speculum* néven ismertette. Az *Ophrys bertolonii*-fajcsoport (sensu DELFORGE 2006) tagjainak (*O. aurelia* Delforge, Devillers-Terschuren, Devillers, *O. balearica* Delforge, *O. benacensis* (Reisigl) O. & E. Danesch, Ehrendorfer, *O. bertolonii* Mor., *O. bertoloniiiformis* O. & E. Danesch, *O. catalaunica* O. & E. Danesch, *O. drumana* Delforge, *O. explanata* (Lojacono) Delforge, *O. flavicans* Visiani, *O. saratoi* E. G. Camus) közös jellemzője, hogy jellegzetes színű és alakú virágaikat a kőművesméh (*Chalicodoma*) nemzetség (Hymenoptera, Aculeata, Megachilidae) fajainak hímjei porozzák meg (VEREECKEN & PATINY 2005). Az *Ophrys bertolonii* megporzóiként Dél- és Közép-Olaszországból a *C. pyrenaica* és a *C. parietina* ismert (BÜEL 1978, GULLI *et al.* 2003, PAULUS & GACK 1986). Hazánkban JÓZAN (2001) szerint az utóbbi honos.

5.2. Anyag és módszer

A növény azonosítása DELFORGE (2006) műve segítségével történt. A lelőhelyen előforduló többi növényfaj azonosításához KIRÁLY (2009) művét használtuk, amely nevezéktanát is követjük. A geokoordinátákat Garmin Etrex Legend típusú GPS készülékkel határoztuk meg.

A talajreakció vizsgálatához a virágzó példány közeléből, 5–10 cm-es gyökérmélységből szedtünk mintát, amelyet szobahőmérsékleten, papírzacskóban tároltunk négy hétig, majd a kiszáradás után a növényi törmeléket 1,5 mm lyukbőségű

szitával távolítottuk el. Kétszer 10 g mintát mértünk ki (0,1 g pontossággal). Az elsőhöz 25 ml előzetesen felforralt, majd lehűtött desztillált vizet, a másodikhoz ugyanilyen mennyiségű 1 M KCl-oldatot. A mintákat 24 óráig állni hagytuk, majd ezután mértük a kémhatásukat.

5.3. Eredmények és értékelésük

A lelőhely Kunadacs közigazgatási területén, a Hetven-holdas nevű dűlőben, 97 méter tengerszint feletti magasságon található. A termőhely a Turjánvidékre jellemző láp- és mocsárrét komplexből lassan kiemelkedő buckavonulaton, alacsonyabb térszínen, jobb vízgazdálkodású humuszos-homok talajon kifejlődött sztyepprét, amelyet az utóbbi évszázadokban antropogén eredetű talajforgatás nem ért. A termőhelyet az elmúlt 20 évben kaszálással kezelték. A gyeperősségét a *Chrysopogon gryllus* (L.) Trin., *Festuca rupicola* Heuff., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv. pázsitfűfajok adják. Kétszázévekben gazdag közösség, amelyben



5. ábra. *Ophrys bertolonii* Moretti Kunadacs, 2010. 05. 09.

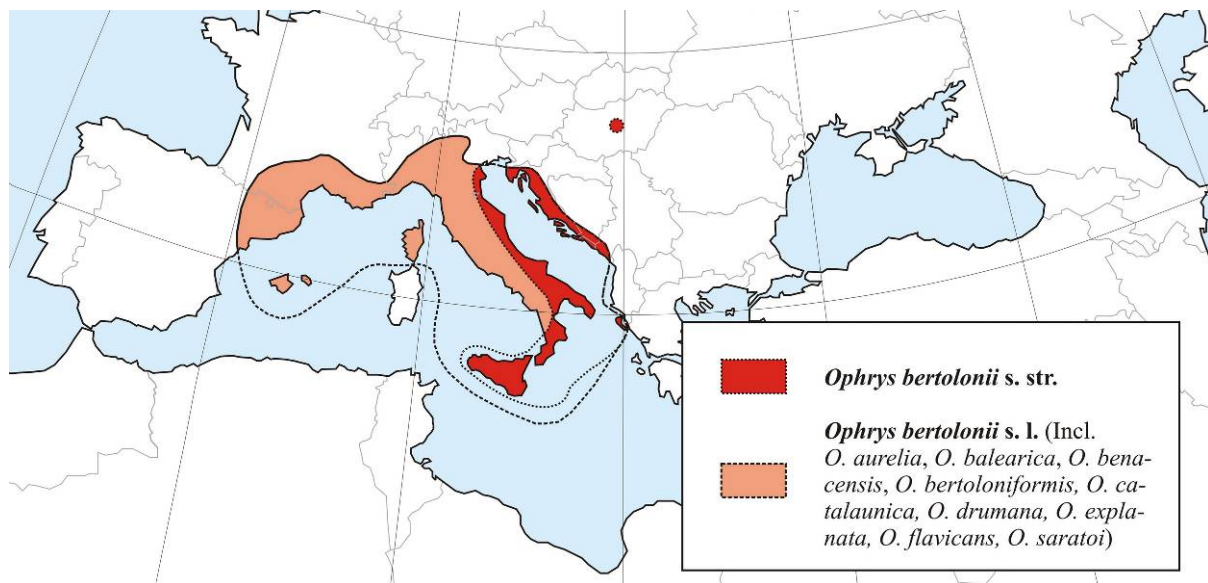
meghatározó szereppel bír a *Salvia pratensis* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Centaurea sadleriana* Janka, *Plantago media* L., *Verbascum phoeniceum* L. A környezetében előforduló orchideafajok: *Ophrys sphegodes* Mill., *Ophrys insectifera* L. em. Grufb., *Anacamptis coriophora* L.

A faj leírását BAUMANN & KÜNKELE (1982: 200.), DELFORGE (2006: 613.) nyomán és a magyarországi példány mérése alapján közöljük, utóbbi adatait *vastagított és dőlt betűs* szedés jelzi: 10–19–30(–35) cm magas virágzó hajtásokat nevelő, ikergumós növény. A levélrózsában álló tőlevelek száma 4–6–7, kékeszöld színűek, hosszuk 6 cm, szélességük 2 cm körüli. A szárlevelek száma 1–2. A virágzat laza, (2–)3–6–8 virág

alkotja, az alsó virág 7 cm magasságban ered. A külső lepellevélek tojásdad-lándzsás alakúak, (10-)13-16-18 mm hosszúak és 5-7-8 mm szélesek, a színük a világos rózsaszíntől a sötét rózsás ibolyáig változhat. A belső lepellevélek szálal-lándzsásak, 6-11 mm hosszúak, 2-4 mm szélesek, rózsás-ibolyásak (általában a külső lepellevéleknél sötétebb árnyalatúak), szélükön röviden szőrösek. Az osztatlan, jellegzetesen nyereg alakú mézajak 10-16 mm hosszú, 10-11-13 mm széles, barnás-fekete alapszínű, alsó harmadában pajzs alakú, kopasz, fényes, kékes vagy ibolyás színű mézajakrajzolat található, amely sokszor fehéren szegélyezett. A labellum egyebütt erősen szőrözött, a leghosszabb és legerősebb szőrök a szélén találhatóak, barnásvörös árnyalatúak. A mézajak csúcsán apró, felfelé irányuló, sárgás vagy zöldes színű függelék található. A nemzetség többi, hazánkban előforduló képviselőjétől jellegzetes, nyereg-alakban meghajló mézajka alapján különíthető el.

SUNDERMANN (1980: 103.) szerint márciustól májusig virágzik, DELFORGE (2006: 613.) szerint kivételesen márciustól, rendszerint áprilistól júniusig nyílhat. A Kunadacson talált példány a pókbangónál kissé később, a légybangónál pedig előbb kezdett nyílni, május 9-én 1 elnyílt és 2 nyíló virág mellett, 3 bimbója volt: virágzása akkor körülbelül 1 hete tartott. Hazánkban, az elterjedési területtől jelentősen északabbra, de alacsony tengerszint feletti magasságban virágzási ideje május első két dekádjára tehető.

Az *Ophrys bertolonii* fajcsoport elterjedési területének központja a Földközi-tenger medencéjének központi részére ("Adriato-Mediterrán régió") esik, nyugat felé Kelet-Spanyolországig (*O. catalaunica*) és a Baleár-szigetekig (*O. balearica*), északon Svájc déli csücskéig (*O. benacensis*) hatolnak. A szűkebb értelemben vett *Ophrys bertolonii* előfordulása Szicílián és az Appenini-félszigeten kívül ismert még az Adriai-tenger túlsó partjáról: Horvátországból, Bosznia-Hercegovinából, Montenegróból, Albániából és a Görögországhoz tartozó Korfu szigetről is (6. ábra). Az *O. bertolonii* agg. (F. Rumsey levélbeni közlése alapján valójában *O. balearica*) egyetlen szatelit előfordulásáról tudósítottak Dél-Angliából (PANKHURST & MATTHEWS 1977), amely azonban egy betelepített példány volt és ezért eltávolították (STACE 2010: 880).



6. ábra. Az *Ophrys bertolonii* és közeloikon taxonok elterjedése
(BAUMANN & KÜNKELE 1982 nyomán, módosítva).

A faj vertikális elterjedését tekintve BAUMANN – KÜNKELE (1982: 200.) szerint a tengerszinttől 800 méterig, DELFORGE (2006: 613.) szerint 1450 méteres tengerszint feletti magasságig fordul elő. A Földközi-tenger mellékén termőhelyei száraz gyepek, ligetes fenyőerdők és tölgyesek, olajfaligetek, mediterrán bozótosok. SUNDERMANN (1980: 103.) 8 termőhelyén a talaj kémhatását pH 7,3–8,4 közöttinek találta. A turjánvidéki termőhely talajának kémhatása pH (H₂O): 7,83; pH (KCl): 7,33 volt, tehát a faj a nemzetség legtöbb tagjához hasonlóan mészkedvelőnek mondható.

A meglepő előfordulás természetesen felveti az őshonosság kérdését. A felbukkanás alapvetően kétféle módon magyarázható: 1.) emberi behurcolás (szándékos betelepítés vagy véletlen behurcolás) vagy 2.) szél által szállított mag révén spontán megtelepedés. Mivel a lelőhely meglehetősen félreeső, eldugott helyen található, és nem tartozik a Turjánvidéken a sokak által ismert és gyakran látogatott „zarándokhelyek” közé a véletlen behurcolás esélye véleményünk szerint csekély. A növény korábbi előfordulása a Turjánvidéken elég valószínűtlennek tűnik, mivel a környék fajgazdag lelőhelyei régóta jól ismertek és kutatottak. A Magyarországi Orchideák Herbárium Adatbázisa (MOLNÁR V. *et al.* 2012a) szerint az *Ophrys sphegodes*-t 9 alkalommal gyűjtötték 1907 óta, az *O. oestrifera*-t 10-szer gyűjtötték 1931 óta, és az *O. insectifera*-t 12-szer szedték 1907 óta, de az *O. bertolonii*-t egyetlen alkalommal sem találták. Ugyanakkor mivel az orchideák igen apró és könnyű magvai a szelek segítségével több száz vagy akár ezer kilométert is megtehetnek

(RIDLEY 1930; CRACKLES 1975; WILLEMS 1982, 1994), nézetünk szerint a természetes megtelepedésnek van a legnagyobb esélye. Európában több (atlanti-szub-)mediterrán elterjedésű orchideafaj észak felé való terjedése tapasztalható. Angliában észak felé tolódik a bakbúzú sallangvirág (*Himantoglossum hircinum* Spreng.) elterjedési határa, az ismert populációk száma növekedést mutat (GOOD 1936; CAREY 1999; CAREY *et al.* 2002; HEINRICH & VOELCKEL 2003). Az *Himantoglossum robertianum* (Loiseleur) P.Delforge észak felé történő terjeszkedése (VÖGTLIN 2008) is bizonyított. A Hollandiában nemrégiben megtelepedett *Orchis simia* Lam. (WILLEMS 1982, 1994) hazánkban is terjed észak felé: SOÓ (1973: 161.) még, mint „preglaciális maradványt” csak a Mecsekből és a Villányi-hegységből közölte, azóta felbukkant a Karancson (CSIKY – JUDIK 1998), a Balaton-felvidéken (GALAMBOS in FARKAS 1999: 309.) és a Sümeg-Tapolcai háton (RAKSÁNYI 2002) is, és a Magyarországi Orchideák Herbárium Adatbázisa (MOLNÁR V. *et al.* 2012a) alapján Szekszárd mellett is gyűjtötték az 1970-es években. A most felsorolt fajok elterjedésük hasonlóságán kívüli közös jellemzője, hogy megtévesztő megporzásúak. Ez utóbbi tulajdonság a hazai orchideák klímaválaszának vizsgálata során kulcsfontosságúnak adódott (lásd részletesen az 4. fejezetben).

Másfelől, hasonló hosszú távú terjedési esemény eredményeként telepedhetett meg az atlanti-mediterrán kérészpáfrány (*Anogramma leptophylla*, Pteridaceae) a magyar flórában (MOLNÁR *et al.* 2008). E faj spórái az orchideák magjaihoz hasonlóan hatékonyan terjedhetnek szél segítségével. Arra, hogy az *Ophrys bertolonii* a magyar flóra állandó tagjává váljon akkor van esély, ha a faj megporzója, a *Chalicodoma parietina* jelen van a lelőhely közelében. A megtalált példánynak 2010. május 9-ére 3 virága nyílt ki, ezek közül egyikből sem hiányzott a pollinárium. Május 10-én délelőttre azonban a virágzó hajtás eltűnt; őz esetleg dámszarvas fogyasztotta el, vagy emberi kéz szakította le. Mivel a tölevélrózsa érintetlenül a helyén maradt, talán a legelés a valószínűbb és ez egyúttal reményt ad arra is, hogy a példány életben maradt. Bármilyen legyen is a növény hosszú távú sorsa, megjelenése alátámasztja az *Ophrys*-fajok hosszú távú terjedési képességét és jól illeszkedik a mediterrán orchideák klímaváltozás által indukált, Európán belüli észak felé történő terjeszkedésének tendenciájába.

'Hazai vadvirágaink legkülönösebbje ez a valószínűtlen megjelenésű orchideaféle. Csak elvétve találkozunk vele, pedig nem tartozik a legritkább fajok közé. ... Bár nagyon feltűnőnek hinnénk, bizarr külsejével elég jól beleolvad a környezetébe, és könnyen észrevétlen marad.'
NÉMETH F. & SEREGÉLYES T. (1982): *Ne bántsátok a virágot.* – OKTH, Budapest. p. 50.

6 A Magyarországon korábban *Himantoglossum caprinum*-ként számontartott sallangvirág valójában leíratlan faj (*Himantoglossum jankae*)

6.1. Bevezetés

Az eurázsiai *Himantoglossum* Sprengel (1826: 694) nemzetségben a recens irodalmi források (SUNDERMANN 1980; BUTTLER 1996; KREUTZ 1998; BAUMANN *et al.* 2006; DELFORGE 2006) két, alaktanilag hasonló és közeli rokon keleti elterjedésű fajt különböztetnek meg a mézajkukon található anthocyanin-os foltok alapján: a *H. caprinum* (MARSCHALL von BIEBERSTEIN 1819: 602) SPRENGEL (1826: 694) amelynek mézajkán vörös, papillás foltok találhatók, míg a *H. affine* (BOISSIER 1884: 56) SCHLECHTER (1918: 287) esetében ezek hiányoznak. Ezen kívül, két elkülönítő kvantitatív morfológiai bélyeget tartanak számon: (1) a mézajak oldalsó karéjainak hosszát, és (2) a sarkantyú hosszát.

A *H. caprinum* leírása a 19. századba nyúlik vissza, amikor Bieberstein felfedezte a fajt a Krím-félszigeten. A *Flora Taurico-Caucasica* című művének 2. kötetében (MARSCHALL VON BIEBERSTEIN 1808) azonosnak hitte a Párizs környékéről leírt "*Orchis hircina*" [= *H. hircinum* (LINNAEUS 1753: 944) SPRENGEL 1826: 694] nevű fajjal. A harmadik kötetben azonban (MARSCHALL VON BIEBERSTEIN 1819: 602) már *Orchis caprina* M. Bieb. (1819: 602) (= *H. caprinum*) néven, mint új fajt írta le. Linné növényétől a krími példányokat a mézajak kevésbé szőrös alapi része, a szélesebb oldalsó mézajak-karéjok és a labellum középső karéjának rövidebb bevágása és általában a nagyobb virágok révén különítette el. Az *Orchis caprina* mézajkán lévő mintázatot nem említette sem Bieberstein, sem más botanikus a 19. században, egészen SCHMALHAUSEN (1897) művéig, amelyben először jelentek meg az oroszországi (beleértve a krími) sallangvirágok mézajkának alapi részén található "vörös foltok". Minden releváns mű (lásd SUNDERMANN 1980; BUTTLER 1996; KREUTZ 1998; BAUMANN *et al.* 2006; DELFORGE 2006), beleértve az orosz forrásokat (NEVSKI 1935; VAKHRAMEEVA & TATARENKO 2008) is, a *H. caprinum*-ot nagy, bíboros színű virágokkal jellemezték, amelyek mézajkán vöröses-bíboros foltok találhatóak.

Az *Aceras affinis* BOISSIER (1884: 56) (= *H. affine*) nevű fajt Kis-Ázsiából írták le a MARSCHALL von BIEBERSTEIN (1819) által leírt fajjal történt összehasonlítás nélkül. A *Himantoglossum affine*-t az irodalom egyöntetűen folttalan mézajkával jellemzi. Ez a jelleg a legfontosabb elválasztó bélyeg a jelenlegi leírásokban és kulcsokban (KREUTZ 1998; BAUMANN *et al.* 2006; DELFORGE 2006).

Miközben a *Himantoglossum* s.l. nemzetség folyamatban levő filogenetikai kutatásához (SRAMKÓ *et al.* 2011a) mintákat gyűjtöttünk a Krím-félszigeten, 2007-ben több lelőhelyen megtaláltuk a *H. affine*-t (YENA *et al.* 2008). Meglepetésünkre, az általunk megvizsgált herbáriumokban [BP, CSAU, G, H, LE, W, YALT – rövidítések az *Index Herbariorum* (HOLMGREN & HOLMGREN 1998) alapján] minden korábbi, a Krím-félszigeten gyűjtött példány *H. affine*-nek bizonyult. További terepi vizsgálatok nyomán kiderült, hogy minden a Krímben jelenleg megtalálható *Himantoglossum* példány a *H. affine* fajhoz tartozik (YENA 2012). Ugyanakkor, ahogy fent az már szerepelt, a *H. caprinum*-ot Marschal von Bieberstein a Krím-félszigetről írta le. A pettyezett mézajkú sallangvirág hiánya a Krímben kétségeket vetett fel a név alkalmazásában meglevő konszenzusról. Emiatt újraértékeljük a mézajak-mintázat rendszertani értékét, különösen azt, hogy a mézajak pettyezettsége összefüggésben van-e a két, kvantitatív jelleggel, az oldalsó mézajak-karékjok hosszával és a sarkantyú hosszával, amelyek a *H. affine*-t és a *H. caprinum*-ot egymástól elkülönítik.

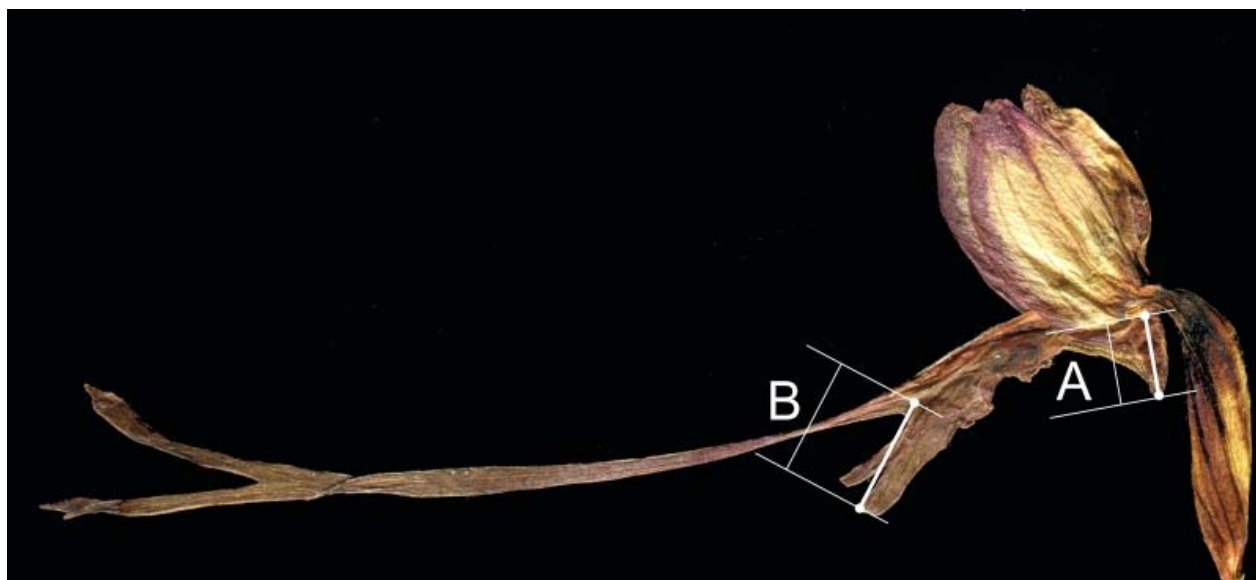
6.2. Anyag és módszer

28 herbáriumi példány (14. táblázat) 174 virágán mértük az oldalsó mézajak-karékj hosszát és a sarkantyú hosszát (7. ábra). Három csoportot különítettünk el *a priori*: (1) pettyezett mézajkú példányok (a továbbiakban „pettyes”); (2) pettyezés nélküli mézajkú, Törökországban gyűjtött példányok (a továbbiakban „pettyezetlen”); és (3) a Krím-félszigeten gyűjtött példányok (a továbbiakban „krími”). A *H. affine* leírásához kapcsolódó originális anyaghoz tartozó 3 példányt (2. csoport) és a *H. caprinum* originális anyagát képező 4 példányt (3. csoport) is bevontunk az elemzésbe.

14. táblázat. A vizsgált példányok adatai.

Rövidítések: n= az adott lapon megmért virágok száma; Hu = Magyarország, Ro = Románia, Sl = Szlovákia, Tr = Törökország, Ua = Ukrajna. A herbáriumok rövidítései az Index Herbariorum-ot követik.

Taxon	Lokalitás eredeti megjelölése	Lokalitás jelenlegi neve	Év	Gyűjtő neve	n	Herbárium
„pettyes”	Blocksberg	Hu: Budapest	s.d.	Sadler	3	BP
„pettyes”	Pesthidegkút	Hu: Budapest	2007	Somlyay	5	BP
„pettyes”	Gyulafirátót	Hu: Veszprém	2006	Bauer	4	BP
„pettyes”	Budapest	Hu: Budapest	1920	Wagner	6	BP
„pettyes”	Wolfsthale	Hu: Budapest	s.d.	Heuffel	7	BP
„pettyes”	Franzenshöhe	Hu: Budapest	1821	Müller	3	BP
„pettyes”	s.n.	s.n.	s.d.	Sándor	5	BP
„pettyes”	Wallendorf	Sl: Spišské Vlachy	1846	Kalchbrenner	11	BP
„pettyes”	Domugled	Ro: Băile Herculane	1856	Heuffel	4	BP
„pettyes”	A[lba]Carolinae	Ro: Alba Iulia	1857	Haynald	6	BP
„pettyes”	Babadag	Ro: Babadag	1912	Prodan	3	BP
„pettyes”	Szentgyörgy	Ro: Transsylvania [?]	1882	Szénert [?]	4	BP
„pettyes”	Budae	Hu: Budapest	1890	Jurányi	8	BP
„pettyezetlen”	Gheyra Cariae	Tr: Geyre (Aydin)	s.d.	Boissier	10	G-BOIS
„pettyezetlen”	Bulghas Kiöi	Tr: Kuyucak közelében	s.d.	Balansa	9	G-BOIS
„pettyezetlen”	Satt Dagh	Tr: Hakkari	1865	Haussknecht	4	G-BOIS
„pettyezetlen”	Duluk Baba	Tr: Dülük	1887	Shepard	8	K
„pettyezetlen”	Gusguthal, Gullek	Tr: Gülleç	1896	Siehe	4	WU
„pettyezetlen”	Mehmetali	Tr: Mehmetali	2010	Sramkó	3	DE
„krími”	Tauria	Ua: Crimea	1807	Bieberstein	9	LE
„krími”	Tauria	Ua: Crimea	1807	Bieberstein	6	LE
„krími”	Sudagh	Ua: Sudak	1807	Bieberstein	12	H
„krími”	Laspi	Ua: Laspi	s.d.	Bieberstein	9	H
„krími”	Tauria	Ua: Crimea	s.d.	Bieberstein	6	H
„krími”	Tauria	Ua: Crimea	s.d.	Steven	5	BP
„krími”	Neusatz	Ua: Krasnogorskoye	1899	Wetschky	7	BP
„krími”	Neusatz	Ua: Krasnogorskoye	1899	Wetschky	8	G
„krími”	Skalystoye Skala	Ua: Skalyste	2007	Sramkó	5	DE

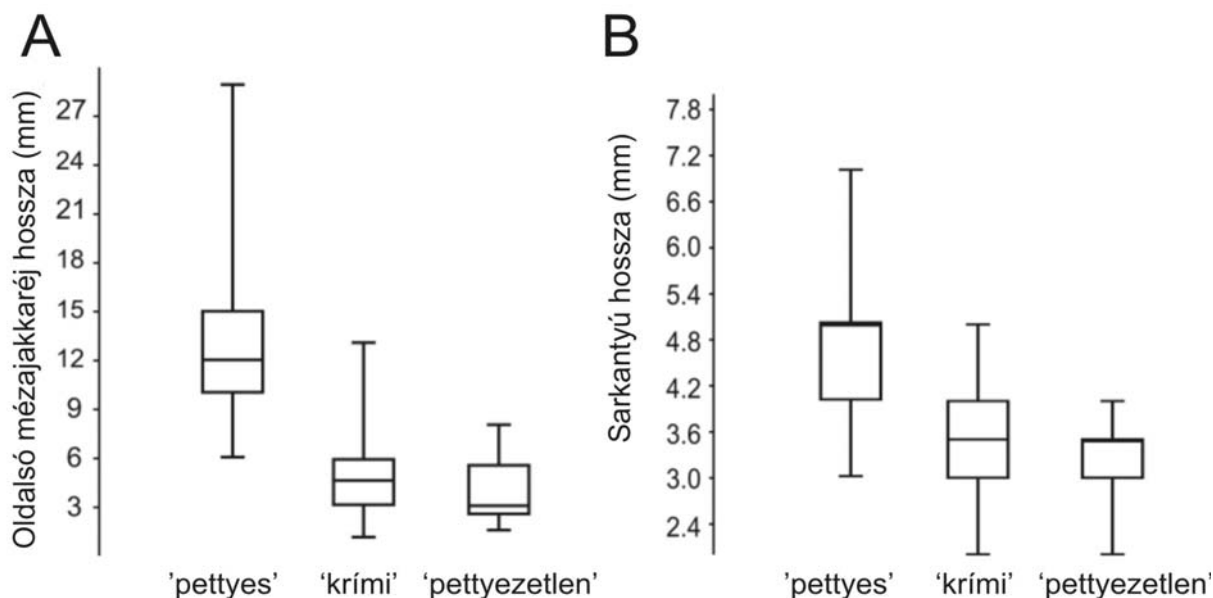


7. ábra. A megkülönböztető bélyegek (A: sarkantyú hossza; B: oldalsó mézajakkaréj hossza) mérésének módja egy a Krím-félszigeten gyűjtött példány virágának példáján.

A "krími" példányok és a másik két csoport példányainak összehasonlításához (1) a variancia sokváltozós elemzését (MANOVA) alkalmaztuk, hogy megállapítsuk, mely mintáknak van statisztikai értelemben azonos átlaga, és (2) Kolmogorov-Szmirnov tesztet használtunk annak megállapítására, hogy mely két minta tartozik egyazon csoporthoz. Az elemzések a PAST v.2.14 programban (HAMMER *et al.* 2001) történtek.

6.3. Eredmények és értékelésük

A csoportok között jelentős különbségeket találtunk (8. ábra). A MANOVA analízis szignifikáns különbségeket ($p < 0,001$) mutatott ki a "pettyes" és a "krími" növények, valamint a "pettyes" és a „pettyezetlen” példányok között. Ugyanakkor hasonló különbségek nem voltak találhatók ($p = 0,17$) a „pettyezetlen” és a "krími" példányok között. A Kolmogorov-Szmirnov teszt igen erős szignifikáns különbségeket ($p < 0,001$) mutatott a "pettyes" valamint a „pettyezetlen” és a "krími" példányok adatai között mind az oldalsó mézajakkaréj hosszát, mind pedig a sarkantyú hosszát tekintve. A "pettyes" és a "krími" példányok közötti gyengébb, de statisztikai értelemben szignifikáns különbséget (oldalsó mézajakkaréj hossza: $p = 0,014$; sarkantyú hossza: $p = 0,017$) detektáltunk.



8. ábra. A sarkantyú hosszában (A) és az oldalsó mézajakkaréj hosszában (B) tapasztalt különbségek.

Himantoglossum caprinum (M.Bieb.) Sprengel (1826: 694) \equiv *Orchis caprina* Marschall von Bieberstein (1819: 602). Lektotípus (kijelölte SRAMKÓ *et al.* 2012): Ukrajna, Krím-félsziget: Sudak ("Sudagh"), 1807, [M. Bieberstein] s.n. 1239346 (H!) (9. ábra.). További originális anyag a H és LE herbáriumokban.

= *Himantoglossum affine* (Boiss.) Schlechter (1918: 287), syn. nov. \equiv *Aceras affinis* Boissier (1884: 56). Lektotípus (kijelölte: NELSON 1962: 59): Törökország. Aydin: Geyre ("Cadmi pineta ad or. Gheyra Cariae"), 1842. június, Boissier (G 00150412!). További szüntípusok a G-BOIS herbáriumban.

Ebből adódóan, a *H. caprinum* nevet nem alkalmazhatjuk tovább a Szlovákiától a Balkánon keresztül Észak-Törökorszáig megtalálható sallangvirág-fajra, amelynek bíborszínű virágain vörös papillák találhatók.

Bár a *H. caprinum* név alkalmazásában történő változás a taxonómusok számára némi kellemetlenséget okozhat, a név elvetése és a széles körben használt *H. affine* konzerválása nem lehetséges. Az eredeti leírástól kezdődően a krími sallangvirág megnevezésére mindvégig következetesen és korrekten használták a *H. caprinum* nevet. Ugyanakkor, ismeretlen okok miatt, a krími növények nem megfelelő jellemzése (SCHMALHAUSEN 1897) terjedt el. További orosz források egyöntetűen és kritikátlanul átvették a nem megfelelő jellemzést egészen napjainkig (VAKHRAMEEVA & TATARENKO 2008). Ez a tény komoly konfúziót okozott; a nem megfelelő jellemzés hatására botanikusok nem megfelelően alkalmazták a *H. caprinum* nevet a Krím-félszigeten kívül, kiterjesztve a faj feltételezett elterjedési területét Közép-Európára, ahol valójában a *H. caprinum* nem fordul elő.

Mivel a *H. caprinum* név formailag korrekt, ha krími növényekre alkalmazzák, a konfúzió nem nevezéktani, hanem rendszertani, amely egy név két különböző fajra történő alkalmazásában nyilvánult meg. Ám a kérdés szempontjából döntő jelentőségű, hogy a krími növényeket soha nem nevezték meg tévesen. Mivel a *H. caprinum* nevet mindig egy (még ha taxonómiaiilag nem megfelelően lehatárolt) taxonra alkalmazták (beleértve a típust is) a Nevezéktani Kódex Art. 57.1 (MCNEILL *et al.* 2006) nem alkalmazható. Ebből adódóan, megfelelő, faji szinten közölt prior név hiányában, új nevet

adtunk a Délkelet-Európában (és nem a Krímben) előforduló taxonnak, amelyet 1897-től eddig tévesen *H. caprinum* -nak neveztek.

Himantoglossum jankae Somlyay, Kreutz & Óvári (közölve: MOLNÁR V. *et al.* 2012c: 9.)

Holotípus: Magyarország. Budapest: "Comit. Pest. In declivibus dumetosis supra Solymár" [valószínűleg a Kálvária-hegy Budapest város és Solymár község határán], 1918. július 7, Degen Árpád (BP 337088!) (10. ábra).

Alaktani jellemzés: Robosztus, lágyszárú, ikergumós évelő növény. A virágzó hajtás (30-)50-72(-110) cm magas; tőlevelek 66-135(-240) × 17-40 mm-esek, a szárlevelek felfelé kisebbedők és fokozatosan válnak hasonlónvá a murvalevelekhez. A virágzat 100-500 mm hosszú és (10-)20-40(-75) virágú. Az alsó murvalevél (19-)30-44(-75) mm hosszú, a felsőbbek (6-)9-20(-30) mm-esek; a legfelsők többnyire hosszabbak a bimbóknál, amelyeken üstökszerűen túlnyúlnak. A külső lepellevélek (11-)13-16(-18) mm hosszúak és (5-)6,2-7,8(-9) mm szélesek. Az oldalsó belső lepellevélek (7-)9,5-11,5(-13) mm hosszúak és (2-)2,5-3,5(-4,5) mm szélesek, többnyire háromkaréjúak. A mézajak mélyen háromkaréjú, többnyire sötét, ritkábban világos vöröses-bíbor színű, tövén fehéres és (6-)10-20(-33) sötét, papillás foltot visel. A középső karéj (25-)46-68(-85) mm hosszú és 1-3 mm széles; a végén (2-)8-50 mm hosszan bemetszett, oldalsó karéjai erősen hullámos szélűek, (4-)11-19,5(-29) mm hosszúak és (1-)2-3(-4) mm szélesek. A sarkantyú (5-)6,5-8(-9,5) mm hosszú és (2-)2,5-3,5(-4,5) mm vastag. Az érett toktermések (10-)13,5-21,5(-25) mm hosszúak és (3-)4-5(-6,5) mm szélesek. A faj jellegzetességeit és virágainak variabilitását a 11. ábra mutatja be.

Etimológia: A fajnév Janka Viktor (1837-1890), magyar botanikusra emlékeztet, aki a Balkán-félsziget 19. századi botanikai feltárásának vezető alakja volt.

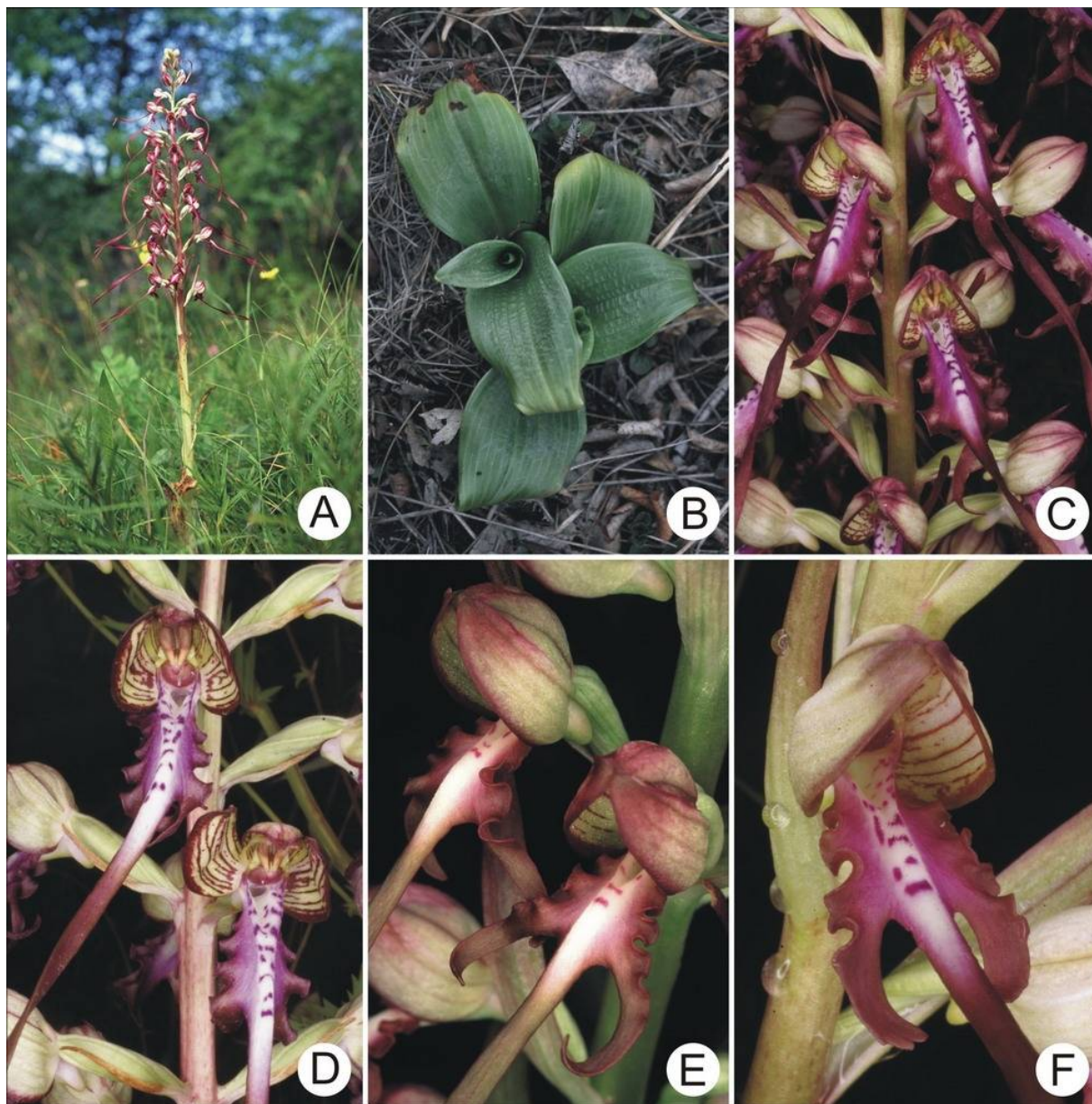
Elterjedés és élőhely: Előfordulása eddig Szlovákia, Magyarország, Románia, Horvátország, Szerbia, Montenegró, Macedónia, Albánia, Bulgária, Görögország és Törökország területén ismert. Száraz gyepekben, erdőszéleken és bokorerdőkben, bázikus talajokon él.

Fenológia: Magyarországon a faj júniusban és júliusban (kivételesen augusztusban) virágzik. Virágzásának átlagos napja 163 éves időszakban történt 51 észlelés alapján július 9-e (190. juliánus-nap) (Molnár V. *et al.* 2012c).

Természetvédelmi vonatkozások: A *Himantoglossum jankae* ("H. caprinum" néven) veszélyeztetett és védett növényfaj a legtöbb országban ahol előfordul. "Himantoglossum caprinum (Bieb.) V. Koch" néven szerepel az Európa Tanács Élőhelyvédelmi Irányelveiben (Annex II of Council Directive 92/43/EEC, the 'Habitats Directive').



10. ábra. A *Himantoglossum jankae* Degen Árpád által gyűjtött holotípusa (BP 337088).



11. ábra. *Himantoglossum jankae* Magyarországról. A. Habitus (Budapest). B. Téli tölevélrózsa (Veszprém). C–F. Virágok (C. Pilisszentkereszt, D. Tarcsl, E–F. Veszprém).

Paratípusok: Magyarország. Budapest: Budakeszi-erdő, 1899. 07. 27., Bernátsky (BP 33350!); Budapest: Farkas-völgy, 1902. 06., Lengyel (BP 348446!); Budapest: Hármashatár-hegy, 1919. 07., Vajda L. (BP 287469!); Budapest: Pesthidegkút, Kálvária-hegy, 2007. 07. 01., Somlyay L. (BP 691520!); Budapest: Fekete-fej, 1944. 07. 25., Papp J. (BP 372474!); Nagykovácsi: Remete-hegy, 1920. 08. 02., Degen Á. (BP 337090!); Nagykovácsi: Nagy-Szénás, 1930. 07. 13., Vajda L. (BP 287468!); Pilisszántó: Pilis, 1934. 06. 21., Csapody V. & Jávorka S. (BP 33385!); Süttő [?]: Sártvány-hegy, 1966. 07. 03., Jeney E. (BP 684423!); Vác: Naszály, 1948. 07. 04., Péntes A. (BP 379445!); Veszprém [?]: Esztergáli-völgy, 1929. 06. 30.,

Rédl R. (BP 414279!); Pécs: Misina, 1931. 07. 06., Zsák Z. (BP 33363!); Siklós: Máriagyűd, 1870. 07. 17., Simkovics (Simonkai) L. (BP 33376!); Mád: Király-hegy, 1871. 07. 26., Simkovics (Simonkai) L. (BP 33379!). Szlovákia. Svätý Jur (Pozsonyszentgyörgy), 1855. 08. 02., Részely (BP 33371!); Skalica (Skalitz, Szakolca): 1861. 06. 26., Holuby L. (BP 33384!). Románia. Băile Herculane (Herkulesfürdő): Domugled, 1856. 06., Heuffel J. (BP 33362!); Alba Iulia (Alba Carolina, Gyulafehérvár): 1857. 07. 26., Haynald L. (BP 33361!); Ghioroc (Györök): 1888. 07. 10., Simonkai L. (BP 33380!); Orșova (Orsova) [?]: Alsó-Kazán, 1912. 06., Jávorka S. (BP 33364!); Babadag: Babadagi erdő, 1912. 07. 15., Prodan J. (BP 63857!); Pișchia (Hidasliget): 1913. 07. 03., Lengyel G. (BP 348434!). Szerbia. Vršac (Versec): Vár-hegy, 1901. 07. 08., Bernátsky (BP 33368!). Horvátország. Rijeka (Fiume), s.d., Noë (BP 33369!). Bulgária. Madara: Madara-fennsík, 43°16'45" N, 27°07'08" E, 415m, 2010. 06. 29., Takács A. (DE!). Görögország. Kavala, 1955. 06. 08., Rechingner 15568 (W 4054!). Törökország. Karatoprak ("Karatoprack"), 06. (év nélkül), Frivaldszky I. (BP 63880!).

A *H. jankae* és a *H. calcaratum* (BECK 1887: 55) SCHLECHTER (1927: 145) alaktanilag hasonlóak, megkülönböztető bélyegként a sarkantyú hossza jelölhető meg: (5–)6,5–8(–9,5) mm a *H. jankae* esetében, míg (7,5–)10–12(–14) mm a *H. calcaratum* esetében. A *H. calcaratum* szűk elterjedésű endemikus fajnak tűnik a Balkán-félsziget nyugati részén. Eltekintve a ritkán előforduló halvány (apochromatikus) virágú példányoktól, a *H. jankae* mézajkai pettyezettek, míg a *H. calcaratum* esetében nem ritkán folttalanok. Egy másik, hasonló, pettyezett mézajkú faj a *H. adriaticum* Baumann (1978: 171), amelynek minden virágrésze kisebb, a sarkantyúja pedig jelentősen rövidebb [(2–)2,5–3(–3,5) mm hosszú].

Az újonnan leírt faj magyar nevéül a 'Janka-sallangvirág' megnevezést javasoljuk.

Mindezek alapján Magyarországon két sallangvirág-faj fordul elő: *Himantoglossum adriaticum* Baumann és *H. jankae* Somlyay, Kreutz & Óvári.

"tanulmányoztam ezt az érdekes növényt és arra a következtetésre jutottam, hogy ez az Ophrys fuciflora alakkörébe tartozik, illetve némileg átmenetet képez az O. fuciflora és az O. cornuta között"
ANDRASOVSKY J. (1917): Magyarország Orchidea-flórájához. – *Magyar Botanikai Lapok* **16**: 111.

7 nrITS szekvenciaváltozatok, mint a hibridizáció bizonyítékai az *Ophrys* nemzetségben

7.1. Bevezetés

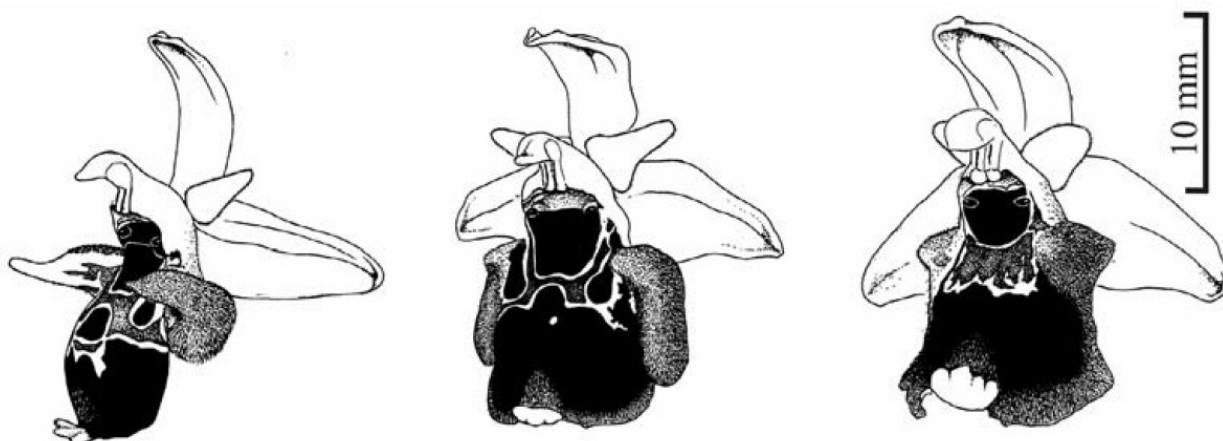
Az *Ophrys* nemzetség a Kanári-szigetektől Észak-Iránig, és Skandináviától Észak-Afrikáig elterjedt (SOLIVA *et al.* 2001; BERNARDOS *et al.* 2003). A génusz legtöbb faja a mediterrán térségben fordul elő. A nemzetség ellentmondásos taxonómiáját jól jellemzi, hogy a fajok számát a különböző szerzők 21 (NELSON 1962) és 215 (DELFORGE 2001) közé helyezik. Mivel számos faj esetében hibridogén eredetet feltételeznek (NELSON 1962; DANESCH & DANESCH 1972; BAUMANN & KÜNKELE 1982; DELFORGE 1994), és a virágmorfológia rendkívül variábilis, igen nehéz a faj-határokat meghúzni és a nemzetségben belüli filogenetikai kapcsolatokat megállapítani.

A génuszt általában a megporzás módja (abdominális vagy cefalikus pszeudokopuláció) alapján két szekcióra (*Pseudophrys* és *Ophrys*) osztják (BERNARDOS *et al.* 2003). A szekciókon belül faj-komplexeket és faj-csoportokat különítenek el (DELFORGE 2001) elsősorban virág-morfológiai jellegek (főként a mézajak alakja, színe, szőrözöttsége és mérete) alapján, amely jelentős szerepet játszik az *Ophrys*-ok osztályozásában.

Az *Ophrys* szekción belüli *Ophrys fuciflora*-komplex atlanto-mediterrán, adriato-mediterrán és ponto-mediterrán elemeket egyaránt tartalmaz (DELFORGE 2001). A komplex két faja éri el a Pannon-medencét és környékét: a lapos, osztatlan mézajakkal és kicsiny labellum-púpokkal rendelkező *Ophrys fuciflora* (Cr.) Rchb., valamint az erősen domború, háromkaréjú mézajakkal és jelentős méretű szarvakkal rendelkező *Ophrys oestrifera* Stev. (amely rokonsági körébe tartozik a Mecsekből leírt *Ophrys bicornis* Sadler ex Nendtvich) (12. ábra). A komplex harmadik taxonja a Kárpát-Pannon régióban az *Ophrys holubyana*, amelyet Andrasovszky József magyar botanikus talált meg 1915-ben és írt le (ANDRASOVSKY 1917) a korábbi Osztrák-Magyar Monarchia, a jelenlegi Szlovákia területéről. Ezt a taxont széles körben az *O. fuciflora* & *O. oestrifera* állandósult, bennszülött hibridogén alakjaként interpretálják

(KELLER & SOÓ 1930–1940; SOÓ 1959; KÜMPEL 1977; PROCHÁZKA & VELÍSEK 1983; BAUMANN & KÜNKELE 1986; BUTTLER 1996; DELFORGE 1994; POTUČEK & ČAČKO 1996; PROCHÁZKA *et al.* 1999; DELFORGE 2001; VLČKO *et al.* 2003, MOLNÁR V. & GULYÁS 2005), a feltételezett (a térségben parapatikus előfordulású) szülőfajokhoz képest átmeneti virág-alaktani bélyegei (12. ábra) és elterjedése alapján.

A $2n = 36$ diploid kromoszóma-szám általános az *Ophrys* szekcióban (LÖVE & KJELLQVIST 1973; GREILHUBER & EHRENDORFER 1975; QUEIRÓS 1983; SILVESTRE 1983; CHISCANO *et al.* 1990; BIANCO *et al.* 1991; BERNARDOS & AMICH, 2002). Poliploidiaról csupán egyetlen esetben (BALAYER 1984) számoltak be. BERNARDOS *et al.* (2003) szerint az *O. scolopax*-csoport karyológiai szempontból igen stabil: "a fajképződés az *O. scolopax* csoportban nem vezet a kromoszóma-szám vagy a kromoszóma-morfológia változáshoz".



12. ábra. A vizsgált taxonok tipikus virágai. Balról jobbra: *Ophrys oestrifera* ('*bicornis*') Pécs (3. populáció), *O. holubyana* Balatonfüred (10. populáció) és *O. fuciflora* Maróc (1. populáció).

Az *Ophrys*-fajok alaktani sokfélesége részben az interspecifikus hibridizáció és introgresszió eredménye lehet (ANDERSON 1953; STEBBINS & FERLAN 1956; DANESCH & DANESCH 1976; VÖTH & EHRENDORFER 1976; EHRENDORFER 1980; PEDERSEN & FAURHOLDT 1997). Ahogy azt STEBBINS (1950) és GRANT (1971) már régen megállapították a fajok egymást követő hibridizációja, poliploidizációja fontos tényező az adaptív divergencia kialakulásában (SOLTIS *et al.* 2003). Ennek fényében különösen

érdekes, hogy az *Ophrys* nemzetségben poliploiditást eddig csak a primitív *Pseudophrys* szekcióban észleltek, míg a levezetettebb *Ophrys* szekcióban úgy tűnik csak homoploid hibridek fordulnak elő. A homoploid hibridogén fajképződést virágos növények más csoportjaiban részletesen tanulmányozták (RIESEBERG 1991, 1997; UNGERER *et al.* 1998; BUERKLE *et al.* 2000; LEXER *et al.* 2003), és megállapították, hogy nagyon gyors a speciációs folyamat.

A nukleáris riboszomális ITS ('Internal Transcribed Spacer') szekvenálása igen értékes eszköznek bizonyult a zárvatermők különböző csoportjai filogéniájának megismerésében (BALDWIN *et al.* 1995). Az ITS amlikonok klónozását javasolták a paralógok jelenlétének észleléséhez, amelyek múltbéli hibridizációra szolgáltathatnak bizonyítékot (SUH *et al.* 1993; RITLAND *et al.* 1993). Egyre több tanulmány (például WENDEL *et al.* 1995; FENTON *et al.* 1998; WEIBLEN 2000; GERNANDT *et al.* 2001; ZHANG *et al.* 2002; WEI *et al.* 2003; BEHNKE *et al.* 2004; RAZAFIMANDIMBISON *et al.* 2004) számol be intraindividuális ITS paralógok jelentetéről, ami arra utal, hogy a heterogenitás fő oka a hibridizáció és poliploidia után bekövetkező lassú közös ('concerted') evolúció. Hiányos közös evolúció előállhat recens interspecifikus hibridizáció, nagyarányú mutáció, szexuális rekombináció elvesztése, vagy az nrDNS lókuszok nem homológ kromoszómára való helyeződése következtében (CAMPBELL *et al.* 1997). Az utóbbi időben nyilvánvalóvá vált, hogy az nrDNS teljes 'concerted' evolúció nem annyira elterjedt zárvatermők körében, mint azt korábban feltételezték (BAILEY *et al.* 2003). Jelentős nrITS heterogenitást találtak például a Pinaceae családban (GERNANDT *et al.* 2001) és a *Xylaria hypoxylon* gomba-izolátumokban (PLATAS *et al.* 2003). A *Ficus* nemzetségben, azonban, a klónok közti a nukleotid-különbségek szabálytalanok voltak, bár ezt DNS-polimeráz hibák is okozhatták (WEIBLEN 2000).

Jelen tanulmány célja molekuláris bizonyíték keresése a vizsgált *Ophrys* taxonok körében lezajlott múltbéli hibridizációra. A hibridizáció kombinálódhat poliploidizációval (bár ez a *Ophrys* szekcióban kevésbé valószínű; lásd fenn), de a kariológiai vizsgálatokhoz szükséges invázív mintázás nem lehetséges, mert az fenyegetné e veszélyeztetett populációkat.

7.2. Anyag és módszer

A vizsgálatba az *O. fuciflora* két, az *O. holubyana* három és az *O. oestrifera* öt populációját vontuk be (14. táblázat; 13. ábra). Az állományokat virágmorfológiai jellemzők alapján azonosítottuk (DELFORGE 2001). Minden populációban két egyedről gyűjtöttünk friss levél mintát, amelyet 96%-os etanolban tároltunk és a DNS-kivonás előtt teljesen megszárítottunk. Külcsoportként két filogenetikai értelemben távolabbi rokon fajcsoport (SOLIVA *et al.* 2001) képviselőit, az *O. sphegodes* két különböző lelőhelyről származó és az *O. apifera* egy mintáját használtuk.

14. táblázat. A vizsgált *Ophrys*-populációk.

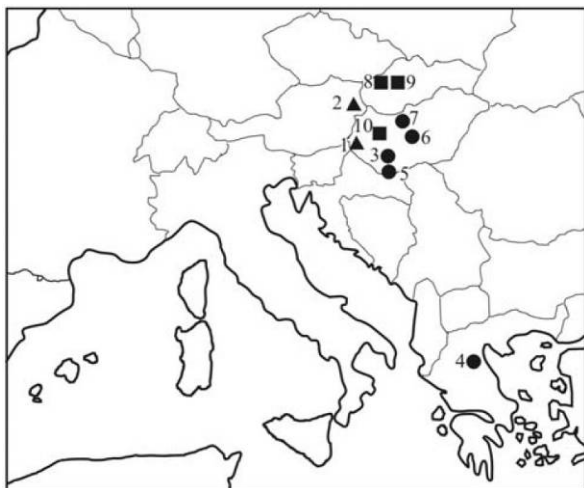
Sorszám	Taxon	Lelőhely	nrITS típus	GenBank azonosító
1.	<i>O. fuciflora</i>	Maróc, Magyarország	A, B, C, D	AJ972925-28
2.	<i>O. fuciflora</i>	Perchtoldsdorf, Ausztria	A, B	AJ972929-30
3.	<i>O. oestrifera</i>	Pécs, Magyarország (<i>O. bicornis</i> loc. class.)	A, G, I, L	AJ972933, AM039522-24
4.	<i>O. oestrifera</i>	Litohoron, Görögország	A	AJ972937
5.	<i>O. oestrifera</i>	Siklós, Magyarország	A	AJ972938
6.	<i>O. oestrifera</i>	Kunpeszér, Magyarország	A	AJ972939
7.	<i>O. oestrifera</i>	Budapest, Magyarország	A	AJ972940
8.	<i>O. holubyana</i>	Šípkov, Szlovákia	A, B, J	AJ972941-42, AM039525
9.	<i>O. holubyana</i>	Krásna Veš, Szlovákia	A, B	AJ972945-46
10.	<i>O. holubyana</i>	Balatonfüred, Magyarország	A, B	AJ972949-50
11.	<i>O. apifera</i>	Balatonszőlős, Magyarország	-	AJ973253
12.	<i>O. sphegodes</i>	Cegléd, Magyarország	-	AJ973254
13.	<i>O. sphegodes</i>	Kunpeszér, Magyarország	-	AJ973255

A vizsgálathoz a sejtmagban lokalizálódó nrDNS ITS régióját használtuk. A DNS-kivonás során DOYLE & DOYLE (1987) módszertanát követtük. A szárított levéldarabokat (1–30 mg) cseppfolyós nitrogénnel alaposan megőröltük, majd újra szuszpendátuk lizáló pufferben (2%-os CTAB, 20 mM EDTA pH = 8, 100 mM Tris-HCl pH = 9, 1,4 mM NaCl). 65 °C-on 60 percig végzett inkubálás után a mintákat 20.000 g-n centrifugáltuk 10 percig, majd a felülúszót extraháltuk azonos térfogatú kloroformmal és 20.000 g-vel centrifugáltuk 15 percen át. Az extrakciós eljárást kétszer ismételtük. A DNS-t -20 °C-on, 1 órán át tárolt 100%-os etanollal csaptuk ki, majd 20.000 g-vel 30 percig tartó centrifugálással ülepítettük. Az üledéket kétszer mostuk 70%-os etanollal, majd szárítás után újra feloldottuk (70 µl 0,1 M Tris pH = 7,5).

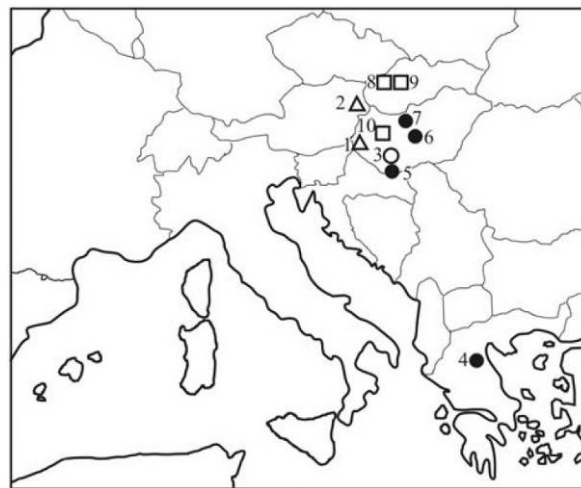
Az ITS régió amplifikálásához a PCR-reakcióelegy 0,1 térfogat 10× PCR-puffert (Zenon), 200 µM dNTP-t (Fermentas), 2 mM MgCl₂, 0,2 µM primert, 1,25 egység Taq

DNS-polimerázt (Zenon) és 5 ng/μl genomikus DNS-kivonatot tartalmazott. A amplifikációt Perkin-Elmer PCR System 2400 készülékkel végeztük, a denaturációs lépést 94 °C-on 4 perc 30 másodpercig, amelyet 33 ciklus követett: annealing – 30 másodpercen át 51 °C-on; extension – 30 másodpercen keresztül 72 °C-on, denaturáció: 30 másodperc 94 °C-on, a denaturálásnál minden ciklusban egy másodperccel növekszik az időtartam, végül a termikus ciklust 7 percen át 72 °C-os szakasz zárta. A teljes nrITS régiót amplifikáltuk az újonnan tervezett növény-specifikus ITS1A (5'-GACGTCGCGAGAAGTCCA) és ITS1P (5'-CCGTACCATTAGAGGAAGGAG) primerek és az univerzális ITS4 primer (WHITE *et al.* 1990) segítségével, amelyek specifikusan a növényi DNS-t szaporítják fel.

A direkt szekvenáláshoz a PCR-termékeket Montage centrifugal unit (Millipore) segítségével tisztítottuk. ABI PRISM BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit-et (V. 3.1, Applied Biosystems) használtunk. Az elektroforézist ABI PRISM 3100 Genetic Analyser (Applied Biosystems) alkalmazásával végeztük, a gyártó utasításai szerint. A szekvenciákat a ClustalW (THOMPSON *et al.* 1994) programmal illesztettük, az alapértelmezett paraméterekkel.



13. ábra. Vizsgált populációk: *O. fuciflora* (háromszögek), *O. holubiana* (négyzetek) és *O. oestrifera* (körök).



14. ábra. Paralógok elterjedése az *O. fuciflora*-komplexben. A fehér szimbólumok paralógokat tartalmazó populációkat, a feketék paralógok nélkülieket jelölnek.

Ophrys fuciflora, *O. oestrifera* és *O. holubyana* minták PCR termékeit klónoztuk és szekvenáltuk a direkt szekvenálás eredményeivel való összehasonlítás céljából. Fajonként egy egyedből tíz ITS klónt szekvenáltunk, heterológ ITS paralógok fajon belüli előfordulásának detektálása céljából. Az ITS PCR-termékeket ligáltuk és transzformáltuk a pGEM-T Easy Vector Rendszer II (Promega Corp., USA) használatával. A transzformált sejteket ampicillinnel vizsgáltuk, és a rekombináns plazmid DNS-t izoláltuk a Wizard Plus Miniprep DNA purification system (Promega, USA) használatával.

7.3. Eredmények és értékelésük

Az nrITS régió közvetlen szekvenálása 624 bázispár hosszú szekvenciákat eredményezett az *Ophrys fuciflora*, *O. holubyana* és *O. oestrifera* esetében. A külcsoporthoz a szekvenciaillesztés által feltárt különbség az *O. sphegodes* esetében csupán 1,44%-os (9 bp), az *O. apifera* esetében pedig 2,24%-os (14 bp) volt.

A klónozott ITS szekvenciák 624 pozícióból álló mátrixot eredményeztek, hat nukleotid pozícióban észleltünk egy pontos nukleotid polimorfizmust ('single nucleotide polymorphism', SNP), amelyek alapján 8 szabályos szekvencia variáció volt elkülöníthető (15. táblázat). A nyolc nrITS szekvencia variációt nrITS paralógokként kezeltük, mivel az intraindividuális nrDNA polimorfizmus szekvencia paralógiát jelez (BAILEY *et al.* 2003).

Négy szekvencia-változatot (A, B, C, D) klónoztunk az *O. fuciflora*-ból (1. populáció), hármat (A, B, J) az *O. holubyana*-ból (8. populáció) és négyet (A, G, I, L) az *O. oestrifera*-ból (3. populáció). Két paralógot (A, B) klónoztunk a 2. populációból (*O. fuciflora*) valamint a 9. és 10. populációkból (*O. holubyana*). A leggyakoribb paralógot (A) megtaláltuk a klónok többségében (66,6%). A második leggyakoribb paralóg (10,0%) a 'B' volt, míg a további paralógok kisebb gyakorisággal (C: 6,6%, a többi: 3,3%) fordultak elő. Unimorf nrITS szekvenciát találtunk a 4., 5., 6. és 7. populáció (*O. oestrifera*) mintáiban, amelyek esetében csak 'A' típusú szekvencia volt kimutatható. Másfelől, az *Ophrys oestrifera* minták Görögországból (4. populáció) és Magyarországról (5., 6. és 7. populáció) rendelkeztek uniform ('A' típusú) nrITS-

szekvenciával, míg ugyanazon faj pécsi állománya (3. populáció) paralógokat tartalmazott (14. ábra).

15. táblázat. A klónozott nrITS paralógok eloszlása az egyeden belül szekvencia-változatokat hordozó három vizsgált (*O. fuciflora*, *O. holubyana* és *O. oestrifera*) populációban.

Nr ITS típus	Nukleotid-pozíció					
	19	97	142	220	453	558
A	C	T	C	T	C	C
B	T	C	T	G	T	G
C	G	T	T	G	C	T
D	C	T	T	C	C	T
G	A	T	A	T	A	A
I	T	T	C	T	T	C
J	C	C	T	T	G	T
L	T	G	G	T	T	T

ITS paralóg szekvenciák megjelenhetnek polimeráz hibák vagy PCR műtermék következtében (lásd Bevezetés), de a differenciális nukleotidoknak a vizsgálatainkban tapasztalt szabályszerűsége kizárja ezt a lehetőséget. A tapasztalt nrDNS polimorfizmus alternatív magyarázata lehet a vizsgált *Ophrys* taxonok magas mutációs rátája, a a szexuális rekombináció elvesztése, vagy a multigén család nem homológ kromoszómákra való helyeződése. Az ivartalan szaporodás, ami a szexuális rekombináció elvesztésével jár, nagyon ritka jelenség a nemzetségben (van der CINGEL 1995). Nem tudósítottak az nrDNS magas mutációs rátájáról vagy az nrDNS helyének a nem homológ kromoszómákra való helyeződéséről az *Ophrys* genuszban, de ezek a jelenségek nem zárhatók ki teljesen az nrDNS polimorfizmus értelmezése során. Mégis, úgy tűnik, nagyobb a valószínűsége, hogy az intra-individuális ITS szekvencia variációk különféle ITS vonalak kereszteződése révén keletkeznek, amely esetben a polimorf lókuszok szülői szekvenciákat és rekombinánsokat reprezentálnak. Ehhez hasonlóan, CAMPBELL *et al.* (1997) úgy értelmezték a polimorf intraindividuális nrITS a jelenlétét az *Amelanchier erecta*-ban, hogy ez a taxon eredetileg két fő filogenetikai klád képviselői közötti hibridizáció révén keletkezett. Az *O. holubyana* minták paralóg szekvenciákat eredményeztek. Ez alátámasztja azt a korábbi, virágmorfológián alapuló feltételezést, hogy ez a taxon hibrid eredetű. Azonban, a paralóg szekvenciák jelenléte az 1. és 2. populációkban (*O. fuciflora*), valamint a 3. populációban (*O. oestrifera*), komplex hibridizációs mintázatot jeleznek. Folyamatban lévő európai szintű vizsgálatunk azt sugallja, hogy az 'A' és 'B' a

progenitor taxonok (*O. oestrifera* és feltehetően az *O. fuciflora*) eredeti szekvencia variánsai, és a fennmaradó paralógok rekombináns szekvenciák. Figyelembe véve a jelenlegi megállapításokat az *Ophrys fuciflora*-komplex a Kárpát-Pannon régióban (*O. oestrifera*, *O. fuciflora* s.str. és *O. holubyana*) két csoportra osztható: (i) az nrITS paralógok nélküli állományok (4., 5., 6., 7. populációk, az összes besorolt *O. oestrifera*), amelyeket egy progenitor szekvencia hordozóinak kell tekinteni, (ii) nrITS paralógokkal rendelkező állományok (mindhárom faj; 1., 2., 3., 8., 9., 10. populációi) valószínűleg hibrideket és introgresszált alakokat tartalmaznak. Mivel a paralog szekvenciákat a 'concerted' evolúció gyorsan homogenizálja (BALDWIN *et al.* 1995; SOLTIS *et al.* 2003), a paralógok jelenléte a vizsgált adathalmazban azt jelentheti, hogy a Kárpát-Pannon régióban nemrégiben (a posztglaciális korban) hibrid zóna alakult ki.

'Ophrys kotschyi H. Fleischmann & Soó, der schönsten und attraktivsten aller *Ophrys*-Arten'
BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1994): *Ophrys kotschyi* H. Fleischm. & Soó – eine gefährdete und
endemische Orchidee von Zypern. – *Jour. Eur. Orch.* **26**: 317.

8 Az *Ophrys kotschyi* filogenetikai vizsgálata – konvergens evolúció az *Ophrys* nemzetségben

8.1. Bevezetés

Az evolúcióbiológusok számára az egyik legizgalmasabb és legérdekesebb európai növénynemzetség valószínűleg a mediterrán bangó (*Ophrys* L.), amely feltehetően gyors és adaptív radiáción esett át, ami figyelemre méltó virágmorfológiai változékonyságot eredményezett. Ez a folyamat úgy tűnik, hogy a feltűnő, szexuális megtévesztéssel járó megporzási rendszert tükrözi (SCHIESTL *et al.* 1999). Ebben a rendszerben a virágok megporzói a tapasztalatlan rovar (többnyire *Hymenoptera*) hímek, amiket a nőtényt imitáló virágok vizuális, olfaktorikus és taktilis ingerei tévesztenek meg. A legtöbb *Ophrys*-faj virágait állítólag egyetlen specifikus rovarfaj hímjei porozzák meg, és a szimpatrikus populációk gyakran különböznek egymástól a megporzók tekintetében (PAULUS & GACK 1990a). Ez a beporzás rendszer a nemzetségben fajok gyors diverzifikációját indukálja (COZZOLINO & WIDMER 2005), a növényeket prezigótikus reprodukív barrierek (a specifikus megporzók) erősen izolálják, de az elkülönítést követően új taxonok tudnak kialakulni más speciális megporzóra való 'átállás'-t követően (SCHIESTL & AYASSE 2002). A fenti forgatókönyv, bár nyitva hagyja azt a kérdést, hogy a leszármazott miként képes tökéletesen imitálni az új megporzót, de tudomásunk szerint a legjobb magyarázat arra, hogy a szexuálisan megtévesztő *Ophrys* nemzetségben miként alakulhatott ki a több mint 260 feltételezett faj (DELFORGE 2006). Bár ez a magas fajszám kétségtelenül faj alatti taxonok fajok szintjén történő elismerésének is köszönhető (PRIDGEON *et al.* 2001), de megvilágítja a nemzetség látványos biológiai sokféleségét.

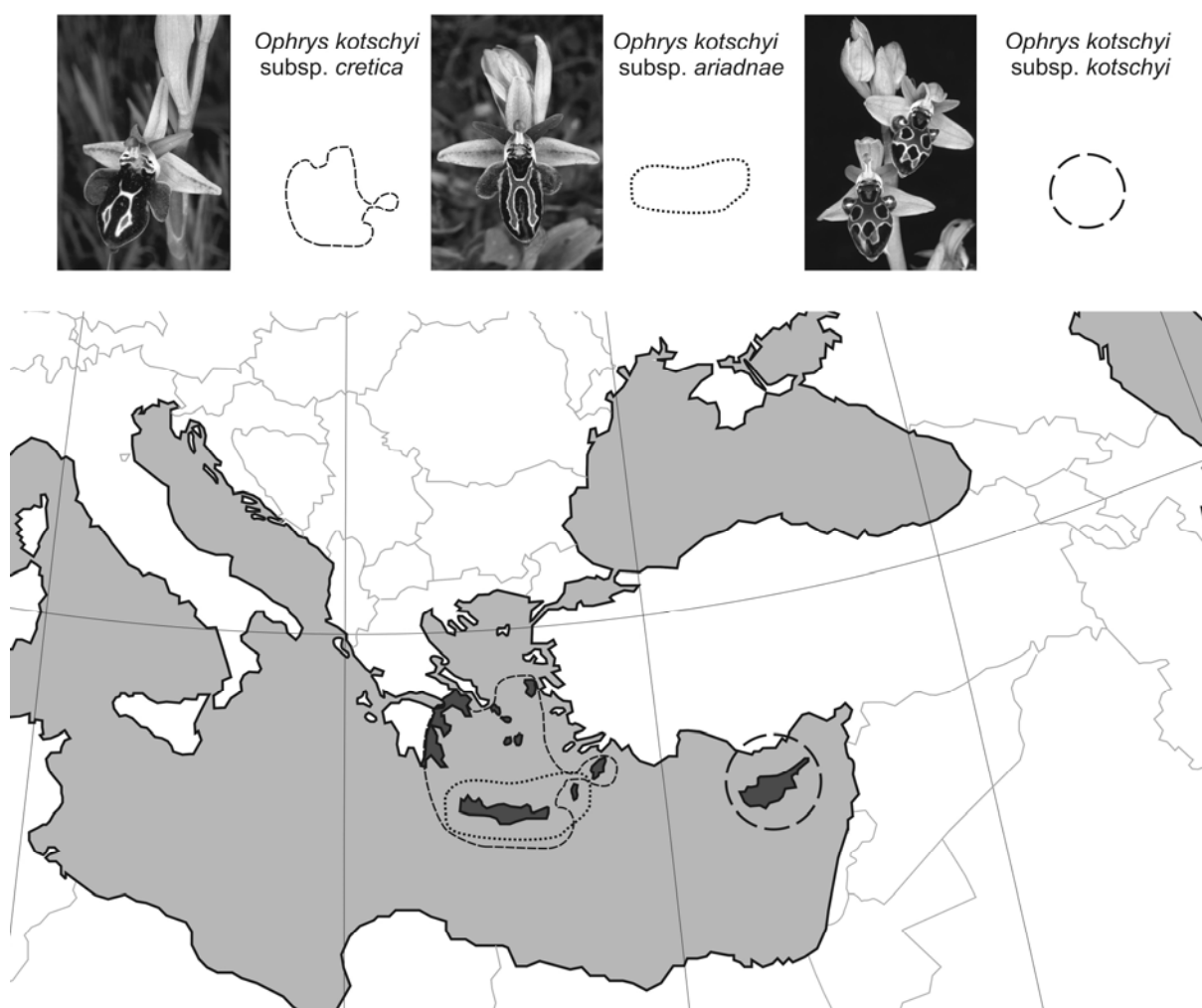
A nemzetségben újonnan leírt fajok sokasága, nagyon speciális, de instabil megporzókhoz kapcsolódik (PAULUS 2006), ezért a génusz rendszertanát az utóbbi időben több (SCHIESTL 2005, PEDERSEN & FAURHOLDT 2007, DEVEY *et al.* 2008) kritikával illették, elsősorban a feltételezett fajok között hiányzó genetikai elszigeteltség miatt.

Tény, hogy több munka (SOLIVA & WIDMER 2003, GULYÁS *et al.* 2005, DEVEY *et al.* 2008, PELLEGRINO *et al.* 2008) szignifikáns génáramlást mutatott ki morfológiailag jól körülhatárolt csoportok, vagyis közeli rokon *Ophrys*-fajok között. A több mint 250 jelenleg elismert faj közötti genetikai elszigeteltség bizonyítottságának hiánya vezetett oda, hogy PEDERSEN & FAURHOLDT (2007) sokkal szélesebben definiálják a fajokat, mint DELFORGE (2006). Másrészt, a szerzők nem vették figyelembe a nemzetség egészére vonatkozó molekuláris filogenetikai információkat, rendszerüket a BATEMAN *et al.* (2003) által feltárt és bemutatott filogenetikai háttér nélkül alakították ki.

Újabban DEVEY *et al.* (2008, 2009) szolgáltatott mélyebb betekintést a csoport törzsfejlődésébe 85 feltételezett faj nrITS és cpDNS (trnD-trnT IGS) szekvenálása és AFLP adatok generálása révén. Az *Ophrys* nemzetség filogenetikai fa rekonstrukciójához a leginkább értékes információforrásnak az nrITS-t találták. A bemutatott filogenetikai fa főbb ágainak megfelelő statisztikai támogatottsága van, de a legvégső elágazások (azaz a jelenleg elfogadott fajok közötti kapcsolat) továbbra is feloldatlan maradt, továbbá sok morfológiailag hasonló faj különböző kládokra került. Ezt a tényt a magas szintű hibridizáció bizonyítékeként, és a morfológiai faj-konceptió alkalmazhatóságának korlátjaként értelmezték. Utóbbit jelenleg széles körben alkalmazzák a nemzetségben, annak ellenére, hogy figyelmen kívül hagyja a morfológiai konvergencia problémáját, ami azt jelenti, hogy a különböző alakok virág morfológiája hasonlóná válik azonos megporzó rovar hatására.

A konvergencia felismerése döntő jelentőségű lehet a morfológiailag hasonló, de genetikailag izolált fajok megkülönböztetésében (AVISE 2004). Az *Ophrys kotschyi* Fleischmann *et al.* (in SOÓ 1926) rendszertani megítélését valószínűleg befolyásolja a konvergencia jelensége. A faj taxonómiai státusa és rendszerezése vitatott. A taxont eredendően ciprusi bennszülöttként írták le. Ez a nézet megváltozott SUNDERMANN (1975) révén, aki az *O. cretica* Vierhapper-t az *O. kotschyi* alfajaként (subsp. *cretica*) kombinálta újra, így a taxont tágabb értelemben és szélesebb elterjedéssel definiálta. Ezt követően PEDERSEN & FAURHOLDT (2002) egy másik égei-szigeteki taxont, az *O. ariadnae* Paulus-t vontak alfaji szinten az alakkörbe (*O. kotschyi* subsp. *ariadnae*) (15. ábra). A legújabb *Ophrys* monográfia (PEDERSEN & FAURHOLDT 2007) az *O. kotschyi* fajt politipikus fajként tárgyalja (a törzsalak mellett, a *cretica* és az *ariadnae* alfajokkal),

ezáltal jelentősen kiterjesztve a faj elterjedési területét (15. ábra) és megnövelve a teljes populáció egyedszámát.



15. ábra. Az *Ophrys kotschy* alfajai (PEDERSEN & FAURHOLDT 2007 definíciója alapján) és elterjedésük.

A fent említett szerzők úgy döntöttek, figyelmen kívül hagyják GÖLZ & REINHARD (1985) tanulmányát, akik virág-morfometrián alapuló vizsgálatukban jelentősen elkülönülőknek találták az *O. kotschy*-t az *O. reinholdii*-csoport fajaitól, ahová a többi érintett taxon (*O. cretica*, *O. ariadnae*) tartozik (DELFORGE 2006, DEVEY *et al.* 2008). Az *O. kotschy* és a többi taxon között meglevő feltűnő morfológiai hasonlóságot GÖLZ & REINHARD (1985) egyazon megporzó által vezérelt konvergencia révén értelmezték. Valójában minden érintett taxon virágait a *Melecta* nemzetségbe tartozó kakukkméhek hímjei porozzák meg (PAULUS & GACK 1990b), míg az *O. kotschy* másik

feltételezett rokonai, az *O. umbilicata*-csoport megporzói a nagybajszúméhek (*Eucera*) köréből kerülnek ki (PAULUS & GACK 1990a).

Az *Ophrys kotschy* pontos taxonómiai státusa annak fényében különösen fontos, mert a taxon egyike az Európai Unió Élőhelyvédelmi Irányelveiben (92/43/EGK) szereplő négy *Ophrys*-fajnak. Tény, hogy az *Ophrys kotschy* s. str. kis egyedszámú populációkban fordul elő Cipruson (BAUMANN & KÜNKELE 1994, KREUTZ 2004).

A veszélyeztetett fajok megfelelő megőrzési stratégiájának tervezésében döntő jelentőségű lehet a fajok taxonómiai státusának pontos ismerete és a fajok megfelelő elhatárolása (MACE 2004). Mindez különösen fontos lehet az olyan csoportok esetében, mint például az európai orchideák, ahol a „taxonómiai infláció” (ISAAC *et al.* 2004) oka különböző területek egyenlőtlen szisztematikai kutatatottsága (PILLON & CHASE 2007).

Jelen fejezet molekuláris-filogenetikai eszközökkel vizsgálja a veszélyeztetett *Ophrys kotschy* taxonómiai helyzetét és igyekszik levonni a vizsgálatok eredményeinek a megőrzésére vonatkozó következményeit. Az nrITS az egyik legszélesebb körben alkalmazott marker a növényi molekuláris taxonómiában (ÁLVAREZ & WENDEL 2003), és úgy tűnik, hogy a leginkább hatékony eszköz az *Ophrys* nemzetség molekuláris szisztematikájában (DEVEY *et al.* 2008). Munkánk során a nukleáris riboszomális DNS ITS szakaszát és a kloroplasztisz-genom Rrn5-TrnR intronját (más néven és a továbbiakban: cpIGS) szekvenáltuk. Tettük ezt abból a célból, hogy megvizsgáljuk PEDERSEN & FAURHOLDT (2007) nézetét tükrözi-e az igen veszélyeztetett *Ophrys kotschy* és feltételezett rokonainak örökítőanyaga? Más szóval, a DNS-adatok megerősítik-e GÖLZ & REINHARD (1985) virág-morfometriai alapon felállított hipotézisét az *Ophrys kotschy* és az *O. reinholdii*-csoport ugyanazon méh-génusz fajai által megporzott taxonjainak konvergens evolúciójáról?

8.2. Anyag és módszer

Az *Ophrys kotschy* és valamennyi feltételezett rokon faj populációiból, valamint az *O. apifera* (mint kül csoport) álományából gyűjtöttünk levéldarabkákat (16. táblázat). Mivel az európai orchidea-flórát tárgyaló jelenlegi legátfogóbb mű különböző kiadásait (DELFORGE (1994, 2001, 2006) számos kritika (PRIDGEON *et al.* 2001, PEDERSEN

ÉS FAURHOLDT 2002, DEVEY *et al.* 2008, DEVEY *et al.* 2009) érte az *Ophrys* nemzetségben alkalmazott taxonómia miatt, ezért a legújabb *Ophrys* monográfia (PEDERSEN & FAURHOLDT 2007) nevezéktanát követjük.

16. táblázat. A vizsgált *Ophrys* taxonok adatai.

	Faj	Alfaj	Lelőhely	Rövidítés	n	GenBank azonosító (nrITS / cpIGS)
1.	<i>kotschy</i>	<i>ariadnae</i>	Kréta: Spili	ariSpi	2	AM980101-2 / FM945304-5
2.	<i>kotschy</i>	<i>cretica</i>	Ródosz: Kattavia	creKat	3	AM980103-5 / FM945306-8
3.	<i>kotschy</i>	<i>cretica</i>	Kréta: Makrigialos	creMak	3	AM980106-8 / FM945309-11
4.	<i>kotschy</i>	<i>cretica</i>	Kréta: Rethimno	creRet	3	AM980109-11 / FM945312-14
5.	<i>kotschy</i>	<i>kotschy</i>	Ciprus: Akrotiri	kotAkr	3	AM980112-14 / FM945315-7
6.	<i>oestrifera</i>	<i>oestrifera</i>	Ukrajna: Nikita	oesNik	2	AM980115-16 / FM945318-19
7.	<i>reinholdii</i>	<i>reinholdii</i>	Ródosz: Nectaros	reiNec	3	AM980117-9 / FM945320-2
8.	<i>reinholdii</i>	<i>reinholdii</i>	Görögország: Pigi	reiPig	2	AM980120-1 / FM945323-4
9.	<i>umbilicata</i>	<i>umbilicata</i>	Ciprus: Kato Drys	umbKat	1	AM980122 / FM945325
10.	<i>umbilicata</i>	<i>umbilicata</i>	Törökország: Kizilkir	umbKiz	2	AM980123-4 / FM945326-7
11.	<i>apifera</i>	<i>apifera</i>	Magyaró.: Balatonszőlős	apiBal	2	AM980999-100 / FM945302-3

A DNS-kivonás során DOYLE & DOYLE (1987) módszertanát követtük. A megszárított 1–30 mg tömegű levéldarabokat dörzsmozsárban sterilizált kvarchomokkal és cseppfolyós nitrogénnel alaposan megőröltük, majd újra szuszpendáltuk lizáló pufferben (2%-os CTAB, 20 mM EDTA pH = 8, 100 mM Tris-HCl pH = 9, 1,4 mM NaCl). 65 °C-on 60 percig végzett inkubálás után a mintákat 20.000 g-n centrifugáltuk 10 percig, majd a felülúszót extraháltuk azonos térfogatú kloroformmal és 20.000 g-vel centrifugáltuk 15 percen át. Az extrakciós eljárást kétszer ismételtük. A DNS-t -20 °C-on, 1 órán át tárolt 100%-os etanollal csaptuk ki, majd 20.000 g-vel 30 percig tartó centrifugálással ülepítettük. Az üledéket kétszer mostuk 70%-os etanollal, majd szárítás után újra feloldottuk 70 µl 0.1 M Tris-ben (pH 7,5).

Az nrITS régiót minden vizsgált populáció 1-3 egyedében vizsgáltuk. Az amplifikálást az újonnan tervezett zárvatermő-specifikus ITS1A és az univerzális ITS4 primer (WHITE *et al.* 1990) segítségével végeztük, amelyek specifikusan a növényi DNS-t szaporítják fel. A PCR-reakcióelegy 0,1 térfogat 10× Taq-puffert 200 µM dNTP-t (Fermentas), 2 mM MgCl₂, 0,2 µM primert, 1,25 egység Taq DNS-polimerázt (Zenon) és 5 ng/µl genomikus DNS-kivonatot tartalmazott. Az amplifikációt GeneAmp System 2400 PCR készülékkel (Perkin-Elmer) végeztük, a denaturációs lépést 94 °C-on 4 perc 30 másodpercig, amelyet 33 ciklus követett: 'annealing' – 30 másodpercen át

51 °C-on; 'extension' - 30 másodpercen keresztül 72 °C-on, denaturáció: 30 másodperc 94 °C-on, a denaturálás során minden ciklusban egy másodperccel növekedett az időtartam, végül a termikus ciklust 7 percen át egy 72 °C-os szakasz zárta.

A direkt szekvenáláshoz a PCR-termékeket Montage PCR centrifugal unit (Millipore) segítségével, a gyártó utasításai szerint tisztítottuk. Abi Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit v.3.1-et (Applied Biosystems) használtunk a szekvenáláshoz. Ugyanazon DNS-kivonatokat használtuk a cpDNS Rrn5-TrnR intronjának amplifikálásához, CHUNG & STAUB (2003) primerjeivel. A cpIGS amplifikálása az nrITS-sel megegyező körülmények között történt. Mindkét régió szekvenálásához a Biomi Kft. szolgáltatását vettük igénybe.

A populációnként 1-3 (átlag: 2,36) egyedből származó növény-specifikus nrITS és cpIGS szekvenciákat a MEGA v.4.0 (TAMURA *et al.* 2007) szoftverrel illesztettük az alapértelmezett beállításokkal. A nrITS régió egyeden belüli szekvencia-változatokkal rendelkezik, amelyeket "járulékos polimorf helyek" ('additive polymorphic sites', a továbbiakban: APS) jeleznek, azaz az elektroferogramon a szekvenciák bizonyos pozícióiban kettős csúcsok jelennek meg. A különböző paralógok jelenléte recens hibridizációra vagy introgresszóra utalhat (GULYÁS *et al.* 2005, DEVEY *et al.* 2008). A direkt szekvenciák elektroferogramjait gondosan ellenőriztük a Chromas Lite 2.01 (Technelysium Pty) programban, és APS-eket IUPAC szimbólumokkal kódoltuk. Az nrITS viszonylag kevés polimorf helyet tartalmazott, így a nukleáris és kloroplasztisz adatokat kombináltuk, hogy több polimorf helyet tartalmazó adatsort hozzunk létre.

Az *Ophrys kotschyi* és feltételezett rokonai közötti filogenetikai kapcsolatokat feltárásához haplotípus hálózatépítés és filogenetikai fa rekonstrukció módszereit használtuk. A haplotípus hálózatot a TCS v.1.21 (CLEMENT *et al.* 2000) szoftver használatával készítettük, csökkentett (94%) kapcsolódó értékkel, annak érdekében, hogy képesek legyünk bemutatni a külcsoport és a belcsoport közötti, egymástól távoli rokonságban álló haplotípusokat. Minden pozíciót egyformán súlyoztunk és a 'gap'-eket az eljárás során az 5. állapotban kezeltük.

Három különböző megközelítést használtunk a törzsfejlődés rekonstruálásához: a Neighbor-Joining (NJ) és Maximum-Parsimony (MP) módszerek a MEGA, a Bayes-

féle fa pedig a MrBayes V.3.1 (RONQUIST & HUELSENBECK 2003) felhasználásával készült. A NJ és a Bayes-féle filogenetikai rekonstrukció során a Kimura 2P-t (KIMURA 1980) használtuk a szekvenciák evolúciójának modellezésére. Ennek a modellnek a használata mellett nemcsak azért döntöttünk, mert közeli rokon fajok vizsgálata során az egyszerűbb modell alkalmazása megfelelőbb (NEI & KUMAR 2000), hanem mert ezt a Modeltest v.3.7-ben mint 'best-fit model'-t ajánlották (POSADA & CRANDALL 1998). A NJ során – mivel kevés informatív hely volt, és szerettünk volna spórolni a 'kidobott' információval – a „páronkénti törlés” opciót alkalmaztuk.

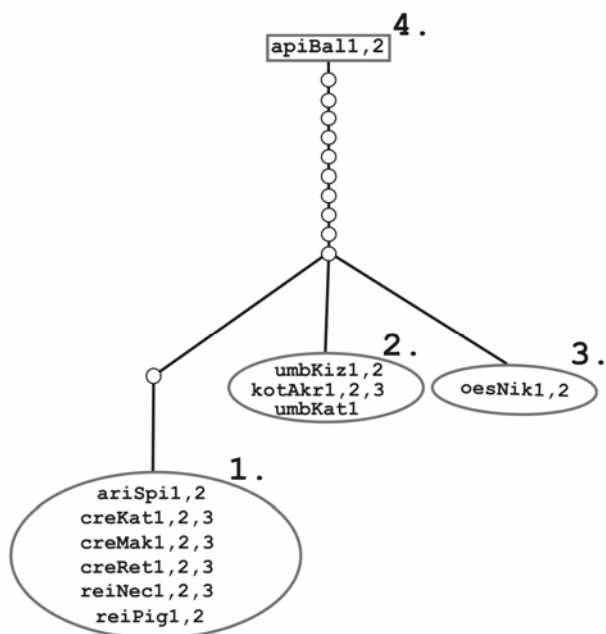
A kapott fák statisztikai megbízhatóságát 1000 ismétlésben bootstrap kereséssel teszteltük. A Bayes-féle fát egymillió generáción át futtattuk és minden 10. generációban mintáztuk, 25% 'burn-in' alkalmazása mellett.

8.3. Eredmények

Az nrITS szekvenciák illesztése 625 bp hosszú mátrixot eredményezett, amelyben (beleértve a külcsoportot is) 27 hely volt polimorf. A belcsoportban összesen 17 variábilis pozíció volt, köztük 13 APS. A variábilis helyek közül 4 volt parszimónia szempontából informatív (17. táblázat). APS-eket találtunk a belcsoport szinte minden mintájában. Figyelemre méltó, hogy az *O. kotschyi* subsp. *kotschyi* és az *O. umbilicata* minták azonos pozíciójában volt található APS, míg a subsp. *ariadnae* és subsp. *cretica* az *O. reinholdii* szekvenciákkal azonos pozíciókban mutatott APS-eket (17. táblázat).

17. táblázat. Variábilis pozíciók a vizsgált *Ophrys*-taxonok nrITS és cp Rrn5-TrnT IGS ('cp') szekvenciáiban. Az identikus bázisokat pontok, az egyszeres deléciókat gondolatjel jelöli.

Sample	nrITS																											cp 0 2 7
	1	1	1	1	2	5	6	7	9	9	1	1	1	1	2	2	2	2	3	4	4	4	5	5	5	5	6	
	2	4	5	6	0	8	0	5	4	8	8	5	6	3	2	3	8	9	0	6	5	9	6	0	4	2	1	
apiBal1	C	G	A	G	A	A	C	T	A	G	C	C	C	A	T	G	C	A	A	A	A	G	C	C	G	T	T	C
apiBal2
ariSpi1	G	-	T	C	.	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
ariSpi2	G	-	T	C	W	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
creKat1	G	-	Y	C	.	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
creKat2	G	-	Y	C	.	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	C	C	.
creKat3	G	-	Y	C	.	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	C	C	.
creMak1	G	-	Y	C	W	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	.	R	A	T	.	C	C	.
creMak2	G	-	Y	C	.	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	C	C	.
creMak3	G	-	Y	C	W	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
creRet1	G	-	Y	C	.	.	Y	T	S	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
creRet2	G	-	T	C	W	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
creRet3	G	-	Y	C	.	.	Y	T	S	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	C	C	.
kotAkr1	Y	K	R	R	G	-	.	C	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	A	C	A
kotAkr2	Y	K	R	R	G	-	.	C	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	A	C	A
kotAkr3	Y	K	R	R	G	-	.	C	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	A	C	A
oesNik1	G	-	.	C	.	.	T	.	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
oesNik2	G	-	.	C	.	.	T	.	.	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	C	C	.
reiNec1	G	-	T	C	W	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
reiNec2	G	-	Y	C	.	.	.	T	.	T	.	K	A	.	G	.	.	.	A	T	.	C	C	.
reiNec3	G	-	T	C	W	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
reiPig1	G	-	T	C	W	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
reiPig2	G	-	T	C	W	.	.	T	.	T	.	A	.	.	G	.	W	.	A	T	.	C	C	.
umbKat1	Y	K	R	R	G	-	.	C	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	A	C	A
umbKiz1	Y	K	R	R	G	-	.	C	T	.	A	.	M	W	G	.	.	A	T	.	A	C	A
umbKiz2	Y	K	R	R	G	-	.	C	T	.	A	.	.	G	.	.	.	A	T	.	A	C	C

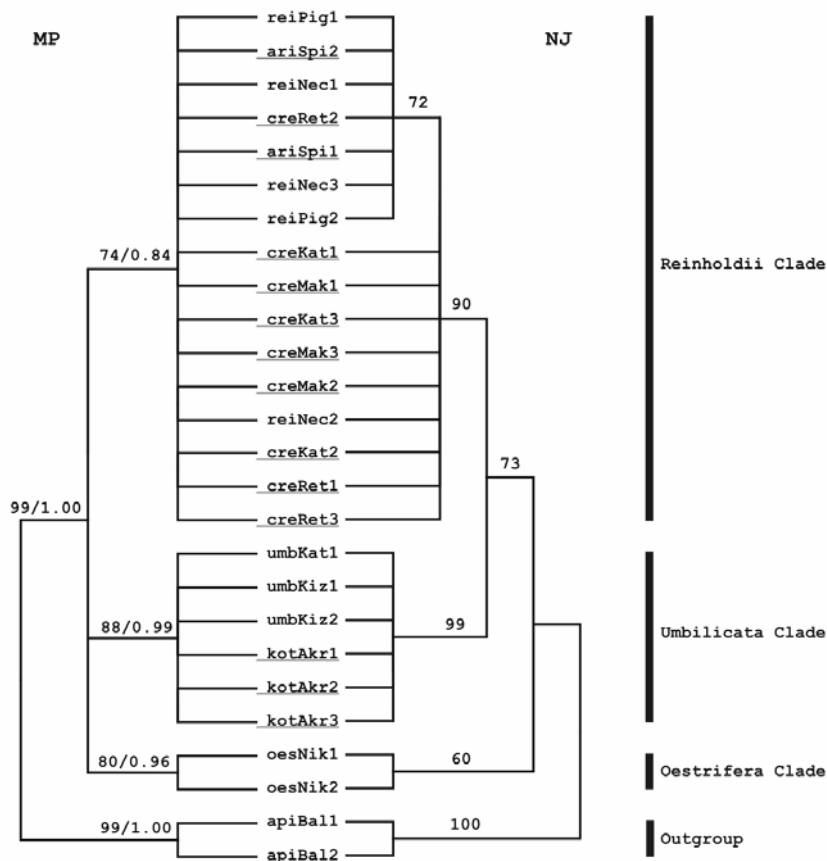


16. ábra. A vizsgált *Ophrys* minták nrITS és a cpIGS kombinált szekvenciáinak elemzése révén kapott parszimónia hálózat. (A taxonok rövidítései az 16. táblázat alapján.) Az üres körök a csoportok közötti mutációkat jelzik. A csoportok mellett álló arab számok a *reinholdii*-kládot (1.), az *umbilicata*-kládot (2.), az *oestrifera*-kládot (3.), valamint a fejezetben külcsoportként (4.) definiált fajt jelzik. Figyelemre méltó, hogy az *Ophrys kotschyi* feltételezett alfajai ("ari" – *ariadnae* és "cre" – *cretica*) az 1. csoportba (*reinholdii*-klád) tartoznak, míg a nevezéktani törzsalak ("kot" – *kotschyi*) az *umbilicata*-kládba (2.).

A cpDNS 128 bp hosszú Rrn5-TrnR intronja egyetlen polimorf pozícióval (27.) rendelkezik, amely következetesen elválasztja az *O. kotschyi* subsp. *kotschyi* és az *O.*

umbilicata mintákat a többi szekvenciától (17. táblázat). A további elemzésekben az nrITS és a cpIGS szekvenciákat kombináltan használtuk.

A TCS által épített haplotípus-hálózat a vizsgált belcsoport szoros rokonságát mutatta ki, és három különálló szekvencia-csoportot különít el azon belül. A PEDERSEN & FAURHOLDT (2007) által definiált *O. kotschy* alfajok két külön csoportban jelennek meg: a subsp. *kotschy* az *O. umbilicata* csoportjában, míg a subsp. *ariadnae* és a subsp. *cretica* az *O. reinholdii* csoportban (16. ábra). A vizsgált minták osztályozása a fent említett szerzők által definiált fajok leszármazásának polifiletikus jellegére utal. Az *O. oestrifera* csoport szorosan kapcsolódik az *O. umbilicata*-csoporthoz. A külcsoport, *O. apifera* mintája 10 mutáció távolságra található a többi csoporttól.



17. ábra. A vizsgált *Ophrys*-fajok többségi konszenzuson alapuló filogenetikai fája MP módszerrel (a bal oldalon) és NJ módszerrel (a jobb oldalon). Az 1000 replikáció alatt 50%-nál kisebb bootstrap támogatást kapott ágak összevonva jelennek meg. A Bayes-féle Majority Rule filogenetikai fa a bal oldalival megegyező topológiát mutat; így az ágak felett a bootstrap érték és a 'I' jel mögötti valószínűségi értéket jelenítettük meg az MP fán. A fejezetben definiált kládok az ábra jobb oldalán láthatók. PEDERSEN & FAURHOLD (2007) definíciója szerint az *Ophrys kotschy* fajhoz tartozó mintákat aláhúzás jelöli.

A három különböző filogenetikai fa rekonstrukciós módszer által létrehozott filogenetikai fák alacsony felbontást adnak a fák végágain, de a fő ágak közepes vagy magas bootstrap támogatást kaptak. Ami a statisztikailag támogatott ágakat illeti, a fák nagyrészt egybevágó topológiát mutatnak (17. ábra).

A 17. ábrán bemutatott MP filogenetikai fa a 330 "legtakarékosabb" fa konszenzusa (hossz: 21, CI: 1,0; RI: 1,0). Topológiája azonos a Bayes-féle fával [amelyet nem ábrázoltunk, de az ágak valószínűségi értékeit az MP fán (17. ábra) feltüntettük]. Mindhárom elemzés három fő kládot különített el a belcsoporton belül: 1. "*reinholdii*-klád"-ot (bootstrap NJ: 90%; bootstrap MP: 74%; Bayes-féle valószínűség: 0,84), amely tartalmazza az összes *O. reinholdii*, *O. kotschy* subsp. *ariadnae* és *O. kotschy* subsp. *cretica* szekvenciákat. 2. az "*umbilicata*-klád"-ot (bootstrap NJ: 99%; bootstrap MP: 88%; Bayes-féle valószínűség: 0,99), amelybe tartoznak az *O. umbilicata* és az *O. kotschy* subsp. *kotschy* minták. 3. az "*oestrifera*-klád"-ot (bootstrap NJ: 60%; bootstrap MP: 80%; Bayes-féle valószínűség: 0,96) az *O. oestrifera* mintákkal. A vizsgált minták lehetséges törzsfelépítésébe a NJ módszer mélyebb betekintést tett lehetővé, amelynek oka az lehet, hogy a fa rekonstrukció során variábilisabb pozíciókat használ, mint az MP módszer (NEI & KUMAR 2000).

8.4. Diszkusszió

Az *O. kotschy* alfajai külön kládokra kerültek, ami jól mutatja PEDERSEN & FAURHOLDT (2007) által definiált taxon polifiletikusságát. A fa-topológia azt is mutatja, hogy a nevezéktani törzsalak (subsp. *kotschy*) az *O. umbilicata*-val áll szorosabb kapcsolatban, míg a másik két alfaj az *O. reinholdii*-val áll közelebbi rokonságban. Más szavakkal, a SUNDERMANN (1975) és PEDERSEN & FAURHOLDT (2002) által az *Ophrys kotschy* alá sorolt alfajok legközelebbi közös őse nincs közvetlen kapcsolatban az *O. kotschy* nevezéktani törzsalakjával. Tény, hogy SUNDERMANN (1975) és PEDERSEN & FAURHOLDT (2002) által közölt nevezéktani kombinációk (az *O. ariadnae* és *O. cretica* alfajként az *O. kotschy* alá vonása) utóbbit polifiletikussá teszi, amelyet szintén alátámaszt DEVEY *et al.* (2008) tanulmánya. A filogenetikai fán az *O. umbilicata*-csoport egy szorosan összetartozó kládot alkot, míg az *O. cretica* egy másik, az *O. reinholdii*-t is

tartalmazó kládhoz tartozik. Így tehát az *O. kotschyi*, *O. ariadnae* és *O. cretica* PEDERSEN & FAURHOLDT (2007) által történt egy fajba sorolás ellenkezik a monofiletikus taxonok létrehozásának elvével, és ezért nem támogatható. A fenti következtetést nem csak a kombinált nrITS-cpIGS adatok tükrözik, de GÖLZ & REINHARD (1985) részletes morfológiai vizsgálata is erre a következtetésre jutott. Az *O. kotschyi* és az *O. reinholdii* csoportba tartozó egyéb taxonok virágainak látszólagos hasonlóságát a konvergens evolúció jelensége magyarázhatja. A *reinholdii*-alakkör fajainak és az *Ophrys kotschyi* s. str. megporzói a gyász- és foltosméhek (*Melecta* Latreille) közül kerülnek ki, míg az *O. umbilicata* csoport pollinátorai nagybajszúméhek (*Eucera* Scopoli) (PAULUS & GACK 1990a). A megporzó méhek nőstényeinek utánzására irányuló szelekció következtében az *O. kotschyi* virágai megjelenésükben hasonlóbbak az *O. reinholdii* csoportéhoz, de az elkülönülést a genom (példaként itt az nrITS) igazolja. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a látszólagos morfológiai hasonlóság korlátozott értékű (bár egzakt vizsgálatokkal mérhető, vö. GÖLZ & REINHARD 1985) az olyan nemzetségek rendszertanában, mint az *Ophrys*, ahol gyors izolációs folyamat párosul erős irányított szelekcióval. Ezek az eredmények együttesen megerősítik azoknak a taxonómusoknak a véleményét, akik szerint az *Ophrys kotschyi* mint monotipikus faj, Ciprus szigetének endemizmusa, amely az *O. umbilicata* rokonsági körébe tartozik. A teljes populáció mérete becslések szerint 3000-5000 példány (BAUMANN & KÜNKELE 1994). Az egyedek kis száma és a növény szűk elterjedése (KREUTZ 2004) együtt arra utalnak, hogy *O. kotschyi* s. str. erősen veszélyeztetett. Ezért ennek a bennszülött fajnak a megőrzésére irányuló természetvédelmi erőfeszítéseknek a ciprusi populációkra kell fókuszálniuk.

'Az igénytelen kis növény apró virágocskáiba, különösen a régebbi botanikusok nem tartották érdemesnek beletekinteni. Csakis így magyarázható, hogy az Elatineket, úgy hazánkban, mint a külföldön is, igen gyakran félreismerték, és egymással összezavarták'
MOESZ G. (1908): Magyarország Elatine-i. – Magyar Bot. Lapok 7: 2.

9 Az *Elatine hungarica* tipizálása és magmorfológiája

9.1. Bevezetés

A látonyafélék (Elatinaceae) családjának két nemzetsége van: a főként a paleotrópusokon megtalálható *Bergia* L. (kb. 25 faj), és a mindkét féltekén, de elsősorban a mérsékelt övben előforduló látonya (*Elatine* L.) amelynek 12–25 faja ismert (HEYWOOD *et al.* 2007). Az Elatinaceae család rendszertani és növényföldrajzi szempontból egyaránt kevésbé ismert (POPIELA & ŁYSKO 2010, POPIELA *et al.* 2011, 2012).

Az *Elatine* nemzetség fajai morfológiailag igen változatosak. Számos esetben az egyes vegetatív bélyegekben (például a kocsány és az internódiumok hosszában, a levelek méretében) tapasztalható különbségek nagyobbak lehetnek egyazon faj vízi és szárazföldi alakja között, mint különböző fajok azonos termőhelyi körülmények között fejlődött alakjai között (MASON 1956). Az *Elatine* fajok legfontosabb diagnosztikus jellegzetességei a magvak alakja és a maghéj mintázata (SEUBERT 1845, COOK 1968, MIFSUD 2006, BRINKKEMPER *et al.* 2008, UOTILA 2009a, UOTILA 2010).

A négytagú virágokkal, 8 porzóval és erőteljesen görbült magokkal jellemzett magyar látonyát (*Elatine hungarica* Moesz) 1908-ban írták le (MOESZ 1908). A protológus az *E. campylosperma* Seub. 1842 nevű fajtól néhány, főként kvantitatív jellemző alapján különítette el. JÁVORKA (1924–1925) és TOPA (1955) elfogadták a taxon faji státusát, de MARGITTAI (1939), JÁVORKA & SOÓ (1951) valamint SOÓ (1968, 1974) megkérdőjelezték azt. MARGITTAI (1939) a Moesz által leírt fajt az *E. campylosperma* alakjaként, forma rangon kombinálta újra. Viszont az az *E. hungarica* faji státusát az olyan újabb munkák, mint FELFÖLDY (1990), SIMON (1992), FERÁKOVÁ *et al.* (2001), OPREA (2005), ŤAVODA & GOLIAŠOVÁ (2008), DIHORU & NEGREAN (2009), MOLNÁR V. (2009), POPIELA & ŁYSKO (2010) ismét elfogadták. A *Flora Europaea* (COOK 1968) és az *Euro+Med Plantbase* (UOTILA 2009b) is különálló fajnak tekinti, amely Közép- és Kelet-Európában szórványosan (Portugáliában pedig behurcolva) fordul

elő. Napjainkban az *E. campylosperma*-t az *E. macropoda* Gussone szinonimonjaként értékelik (UOTILA 2009b).

Jelen fejezet célja (1) az *Elatine hungarica* név lektotipizálása, és (2) rendszertani értelemben releváns adatokat szolgáltatni magjainak morfológiájáról, összehasonlítva az *Elatinella* szekció többi, négyosztatú virággal rendelkező, jelenleg elfogadott európai fajával.

9.2. Anyag és módszer

Az *Elatine hungarica* originális anyagának megtalálása érdekében megvizsgáltuk a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárában található 'Herbarium Kitaibelianum' *Elatine*-gyűjteményét. Az *Elatine hungarica* jellemzéséhez felhasználtuk a Kitaibel által gyűjtött originális anyagból és friss hazai gyűjtésből származó magvakat. Összehasonlító anyagként az *Elatinella* szekció másik 4, jelenleg elfogadott európai fajának magjait használtuk (18. táblázat).

18. táblázat. A vizsgált *Elatine* példányok fontosabb adatai.

Faj	Lelőhely	Gyűjtés éve	Gyűjtő	Herbárium
<i>hungarica</i>	Magyaro.: Békés és Arad m.	1798–1802	Kitaibel	BP, Herb. Kit. XII: 322.
<i>hungarica</i>	Magyaro.: Konyár	2011	Molnár V. <i>et al.</i>	DE
<i>hydropiper</i>	Magyaro.: Tiszagyenda	1999	Molnár V. & Pfeiffer	DE
<i>gussonei</i>	Málta: Mellieha	2010	Mesterházy	DE
<i>macropoda</i>	Franciao.: Montbrison	1872	Le Gran	BP
<i>orthosperma</i>	Oroszo.: Krestofsky [?]	1884	Purpus	BP

A magvak alakjának mérése során MIFSUD (2006) módszerét követtük; a magvakról digitális fényképeket készítettünk és azokon szögmérővel mértük a görbületet. Mivel egyes fajoknál az adatok a normál eloszlástól (a hisztogramok és QQ-plotok szerint) enyhe eltérést mutattak, a fajok közötti különbségeket nem-parametrikus Kruskal-Wallis teszttel, majd egy post-hoc teszttel (páros Wilcoxon teszt Bonferroni-korrektcióval) vizsgáltuk. A statisztikai elemzések R környezetben (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010) történtek.

9.3. Eredmények

9.3.1. Lektotipizálás

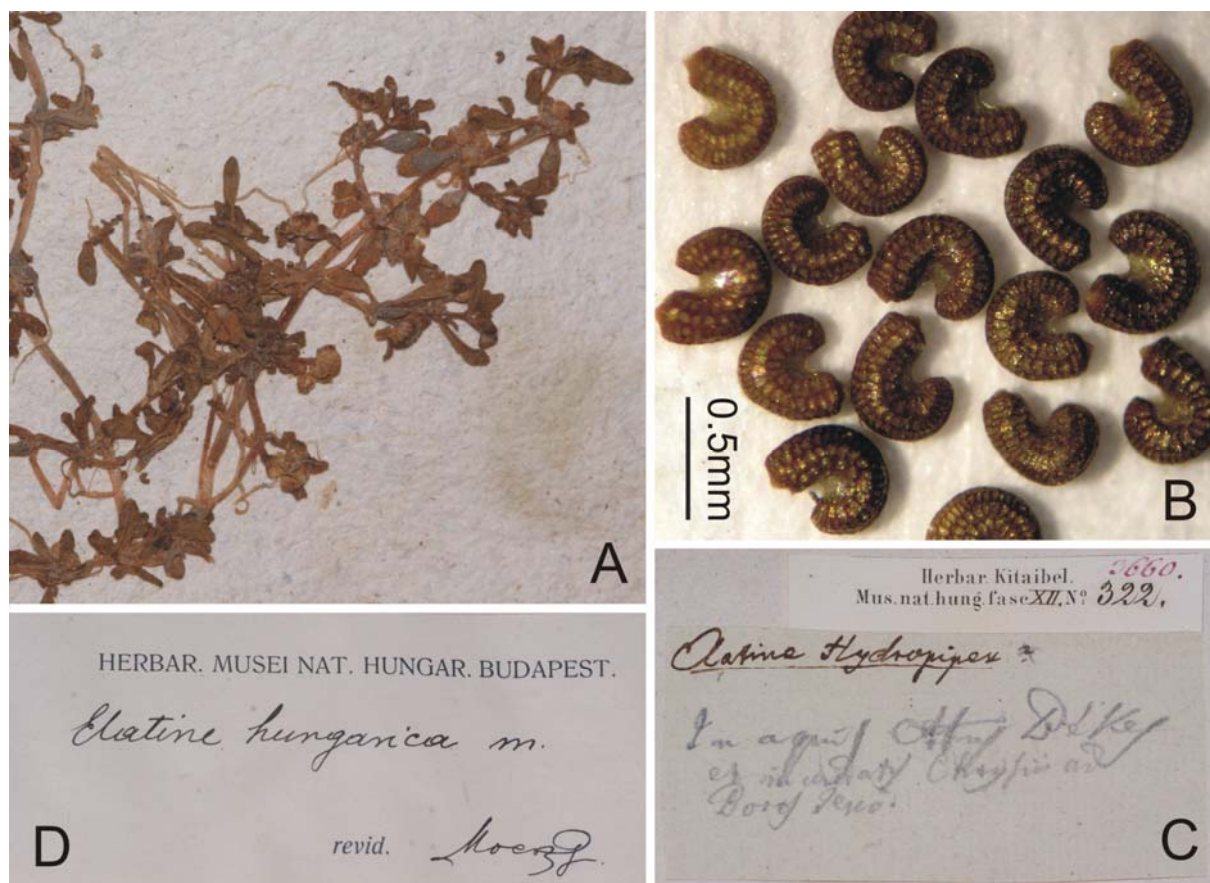
Az *Elatine hungarica*-t MOESZ (1908) néhány herbáriumi példány alapján írta le, amelyeket Kitaibel Pál a korabeli Arad és Békés vármegyékben (a mai Románia területén), valamint Simonkai Lajos Szerep és Bucsa között (Hajdú-Bihar megye) gyűjtött. Sajnos, Simonkai példánya – amelyet “*E. hydropiper*” néven említett (SIMONKAI 1879: 100) – jelenleg nem található meg a MTM Növénytar gyűjteményében, bár az egyértelmű az *E. hungarica* protológusából, hogy azt Moesz tanulmányozta. Bár Moesz bevonta az *E. hungarica* koncepciójába BORBÁS (1872, 1879, 1881a, 1881b) *Elatine* adatait Pilisszentkereszt (Pest megye), valamint Gyoma, Gyula és Vésztő (Békés megye) mellől, de a leírás alapján nem egyértelmű, hogy ezeket (a Növénytarban jelenleg szintén nem található) példányokat Moesz látta-e.

A Herbarium Kitaibelianum-ban (BP, Jávorka 1929) két példány található, amelyek az *Elatine hungarica* originális anyagának tekinthetők. Mindkét herbáriumi lapon több növényrészlet található, amelyek szárazföldi (terresztris) alakok. Mindkét lap egynél több gyűjtést (‘gathering’) reprezentálhat, mindkettőt Kitaibel saját kezűleg cédulázta és Moesz mindkettőt revideálta.

A XII: 322. számú példányt Kitaibel “*E. hydropiper*” névvel illette (és a név után egy később önmaga által áthúzott kérdőjelet tett), lelőhelyként a következőket írta fel “In aquis Cottus Békés et inundatis Chrysii ad Boros Jenő”. A szöveg két lelőhelyre utal, egyrészt Békés megyére, valószínűleg Gyulavarsánd falura (ma: Várşand) az egykori Békés és Arad vármegye határán, és a Körös (“Chrysus”) folyó mellett Borosjenő (ma: Ineu) határában (Arad megyében). Kitaibel Gyulavarsánd mellett 1798-ban az *Iter magnovaradiense* során (Kanitz 1863a: 516, Gombocz 1945: 286), Borosjenőnél pedig az 1805-ös *Iter banaticum secundum* (Kanitz 1863b: 552, Lőkös 2001: 47) során gyűjtött *Elatine* példányokat.

A XII: 323. számú példányt “*E. triandra?*” néven cédulázta (a kérdőjelet nem húzta át), lelőhelyként a következő szerepel “In inundatis Chrysii”. Ennek eredete kérdéses, akár valamelyik korábban említett lelőhelyről, vagy akár a Körös melletti más lelőhelyről is származhat.

Az *Elatine hungarica* lektotípusának a XII: 322. számú herbáriumi lap egyik növényét (18. ábra A.) jelöltük ki (amelyet feliratozott borítékba helyeztünk), mivel ez a lap pontosabban lokalizált (Borosjenő, de legalábbis Békés megye). A lektotípus pontos lelőhelye nem volt meghatározható teljes pontossággal, egyaránt származhat Borosjenő mellől vagy Békés megye bármely más pontjáról.

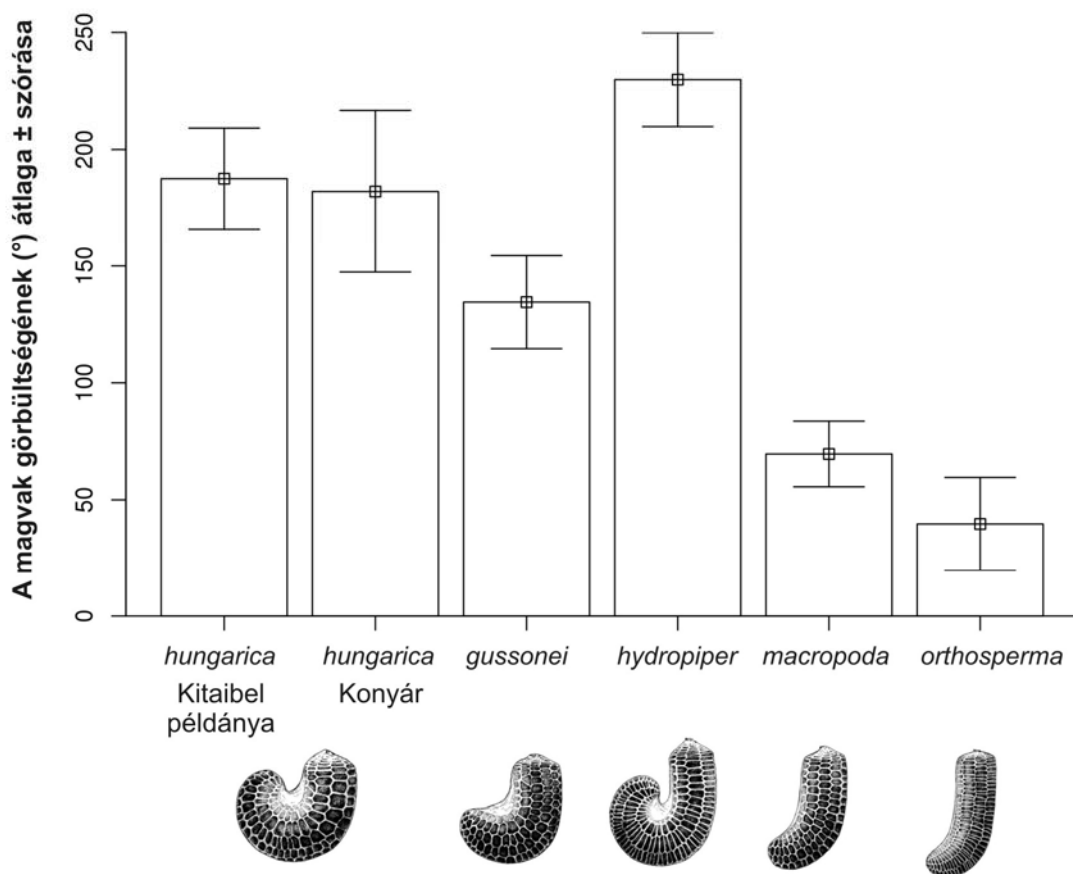


18. ábra. – Herbarium Kitaibelianum (BP) XII: 322. sz. példányának részletei.
A: lektotípus, B: magvak, C: Kitaibel eredeti cédulája, D: Moesz revíziós cédulája.

9.3.2. Mag-morfológia

Az *Elatine hungarica* magjainak jellegzetes alakja és maghéjmintázata Kitaibel XII: 322. számú példányán az XXX. 1.B. ábrán tanulmányozható. E példányon a magvak ($n = 50$) görbültsége 144° és 236° között változott (átlag \pm SD = $188^\circ \pm 22^\circ$). A Konyár mellett 2011-ben gyűjtött példány (DE) esetében ezek az értékek (DE) 109° – 247° (átlag \pm SD: $182^\circ \pm 35^\circ$) voltak. A két példány magjainak görbültsége között statisztikai értelemben nincs szignifikáns különbség (19. táblázat). Azonban a hat vizsgált minta

magjainak görbültsége egymástól szignifikánsan különbözik (Kruskal-Wallis teszt, $\lambda^2 = 210,1$, $p < 0,001$, $df = 5$), és ebben a tekintetben minden más minta különbözik az *E. hungarica* mintáktól (20. táblázat). Az *E. hungarica* magjai tehát erőteljesebben görbültek, mint a *E. gussonei*, és különösen az *E. macropoda* és *E. orthosperma* magok, de valamivel kevésbé mint az *E. hydropiper* magok (19. táblázat, 19. ábra). Jelentős görbületükből adódóan az *E. hungarica* magoknak a konkáv oldalukon általában félhold alakú, áttetsző hártyája van. A maghéjon *E. hungarica* esetében az *E. gussonei*-hez hasonló szabályos, hexagonális mintázat figyelhető meg. Ebben a tekintetben a hosszúkás-hexagonális mintázattal jellemezhető fajok (*E. hydropiper*, *E. macropoda* és *E. orthosperma*), jelentősen eltérnek.



19. ábra. A vizsgált öt faj magjai görbültségének összehasonlítása (a magvak Kóra Judit eredeti rajzai).

19. táblázat. A vizsgált fajok magjainak görbülsége.

Faj	n	Görbülség (°)	
		Átlag ± SD	Tartomány
<i>E. hungarica</i> (XII: 322. sz. példány)	50	188 ± 22	144 – 236
<i>E. hungarica</i> (Konyár)	50	182 ± 35	109 – 247
<i>E. hydropiper</i>	40	230 ± 20	171 – 276
<i>E. gussonei</i>	40	136 ± 20	97 – 179
<i>E. macropoda</i>	50	67 ± 18	30 – 110
<i>E. orthosperma</i>	30	40 ± 20	0 – 76

20. táblázat. A vizsgált minták mag-görbületének nem-parametrikus többszörös összehasonlítása. A táblázat a Bonferroni korrekcióval végzett páros Wilcoxon-teszt p-értékeket mutatja.

	<i>E. hungarica</i>	<i>E. hydropiper</i>	<i>E. gussonei</i>	<i>E. macropoda</i>	<i>E. orthosperma</i>
<i>E. hungarica</i> (XII: 322. sz. példány)	1	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
<i>E. hungarica</i> (Konyár)	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
<i>E. hydropiper</i>	-	-	<0,001	<0,001	<0,001
<i>E. gussonei</i>	-	-	-	<0,001	<0,001
<i>E. macropoda</i>	-	-	-	-	<0,001

Az *E. hungarica* magjairól eddig néhány ábrázolást közöltek, csaknem mindegyik (például HEGI 1927, JÁVORKA & CSAPODY 1929-1934, TOPA 1955, SCHERMANN 1967, FELFÖLDY 1990, DIHORU & NEGREAN 2009) MOESZ (1908) ábrájának többé-kevésbé pontos reprodukciójának tekinthető. Ezek a képek általában a maghéj mintázatát megfelelően ábrázolják, bár, valójában a magok alakja nem mindig olyan szimmetrikus, ahogy azt mutatják. Az *E. hungarica* magjáról BOJŇANSKÝ & FARGAŠOVÁ (2007) által közölt kép a mag görbületét és a maghéj mintázatát tekintve sem tipikus, utóbbi az *E. hydropiper*-re jellemző bélyegeket mutat.

Következtetésként egyrészt megállapítható, hogy vizsgálataink alapján helyesek azok a korábbi szerzőktől (például SEUBERT 1845, MOESZ 1908) származó intuitív (nem számszerűsített) törekvések, miszerint a látonyafajok tipizálását, rendszerezését a virágszimmetria mellett a magalakra lehet alapozni. Másfelől a magvak vizsgálatának további előnye, hogy az *Elatine* fajok élő állapotban magas víztartalmú és herbáriumban rossz megtarású vegetatív szöveteivel ellentétben az akár évszázados herbáriumi példányokon is nagy számban megtalálhatóak és vizsgálható állapotúak maradnak.

„azok közé a virágos növények közé tartoznak, amelyeket a legnehezebb megtalálni (észrevenni) s amelyek, ... csak kedvező vízállás esetén fejlődnek ki, várható, hogy hazánkban még számos termőhelyet fognak fölfedezni s idővel tiszta képiünk lesz az *Elatine*nek földrajzi elterjedéséről”
BOROS Á. (1927): Az *Elatine hungarica* és az *E. ambigua* újabb hazai termőhelyei. – *Magy. Bot. Lap.* **25**: 153.

10 Az *Elatine hungarica* elterjedése a Pannon biogeográfiai régióban

10.1. Bevezetés

Az *Elatine hungarica* Moesz valószínűleg az európai flóra egyik legkevésbé ismert faja, amelyet jelez herbáriumi példányokkal dokumentált előfordulásainak alacsony száma, továbbá azok a tények, hogy MOESZ (1908) munkájában megjelent egyetlen, a fajt ábrázoló illusztráció reprodukciója jelent meg számos más műben és MOLNÁR V. *et al.* (1998) előtt nem publikáltak róla fényképfelvételt.

Az *Elatine hungarica* nedves iszapon vagy sekély vizek alján növvő efemer növény. Egyedei rendszerint kis termetűek, csupán néhány centiméteresek, de kedvező körülmények között akár 60–70 cm átmérőjű, sűrű telepeket is alkothatnak. Az iszapon kúszó hajtásai elágazók, a náduszokon legyökereznek. A faj legfontosabb jellegzetességei a mag görbültségének mértéke és a maghéj mintázata (MOLNÁR V. *et al.* 2013a).

Közép-európai előfordulásai Magyarországról (MOESZ 1908), Románia (MOESZ 1908, OPREA 2005), Szerbia (JÁVORKA 1924–1925) és Szlovákia (MARGITTAI 1927, 1939, ĽAVODA & GOLIAŠOVÁ 2008) területéről ismertek. Közép-Európán kívül a faj ismert Moldovából (GEJDEMAN 1986), Ukrajnából (PROKUDIN 1987, MOSYAKIN & FEDORONCHUK 1999, SHAPOVAL 2006) és Oroszországból, ahol a Fekete-tenger partvidékétől Nyugat-Szibériáig terjed (GORSHKOVA 1949). Portugáliában, mint behurcolt (megtelepedett) fajt említik (COOK 1968, UOTILA 2009b), bár a Flora Europaea adatai a fajok inváziós képességét tekintve nem megbízhatóak (PYŠEK 2003). A legtöbb országban, ahol az *Elatine hungarica* előfordul, szerepel az adott ország Vörös Listáján vagy Vörös Könyvében. Állományainak veszélyeztetettségi státusa “kipusztulással veszélyeztetett” (‘critically endangered’, CR, Románia; DIHORU & NEGREAN 2009), “sebezhető” (‘vulnerable’, VU, Ukrajna: Kárpátalja; KRICSFALUSY *et al.* 1999). Némely esetben a faj valós helyzetét nem tükrözi a besorolása (például

Szlovákiában, vö. HOLUB *et al.* 1999). Az IUCN Vörös Listáján az *E. hungarica* adathiányos ('Data Deficient, DD) taxonként szerepel (BILZ *et al.* 2011). A faj veszélyeztetettsége és valós elterjedése alig ismert az área keleti részein. Bár a faj szerepel az ukrán Vörös Könyvben (MOSYAKIN 2009), a közölt fénykép valójában az *Elatine triandra* Schkuhr-t ábrázolja.

Az *Elatine hungarica* élőhelyeit (3130: Oligotrophic to mesotrophic standing waters with vegetation of *Littorelletea uniflorae* and/or of *Isoëto-Nanojuncetea*) az Európai Unió közösségi jelentőségű élőhelyei között tartják számon (Annex I of Habitats Directive, EEC 1992). Emiatt szükséges az *E. hungarica* elterjedésének és ökológiájának kutatása, a veszélyeztetető tényezők azonosítása, és az IUCN veszélyeztetettségi besorolás revíziója.

Ennek a fejezetnek 4 fő célja van (i) összegezni az irodalmi forrásokban és herbáriumokban szereplő előfordulási adatokat a Pannon biogeográfiai régió területéről; (ii) közreadni a faj 1998 és 2011 között gyűjtött florisztikai adatait, amelyek számottevően hozzájárulnak a faj jelenlegi elterjedéséről kialakult képhez; (iii) megvizsgálni, hogy a környezeti tényezők miként befolyásolják a faj látszólag kiszámíthatatlan megjelenését; és (iv) értékelni a faj veszélyeztetettségét.

10.2. Anyag és módszer

10.2.1. Vizsgált terület

A vizsgált terület a Pannon-medence, amely gyakorlatilag megegyezik az Európai Unió Pannon biogeográfiai régiójával (EEA 2008). A régió 8 ország (Ausztria, Csehország, Horvátország, Magyarország, Szlovákia, Szerbia, Ukrajna és Románia) területére terjed ki, de legnagyobb része Magyarországon található.

9.2.2. A faj elterjedési adatai

A faj elterjedését 1998 és 2011 között gyűjtött 160 terepi megfigyelés, 30 revideált herbárium adat [BP, DE, CL – rövidítések HOLMGREN & HOLMGREN (1998) nyomán], és 79 publikált (köztük 21 herbárium példánnyal is bizonyított) florisztikai adat alapján mutatjuk be. A lelőhelyek teljes listája a 21. táblázatban található. Az elterjedési adatokat a közép-európai flóratérképezés rendszerében (NIKLFELD 1971)

ábrázoltuk. Az összes előfordulási adatot a Magyar Királyi Földművelésügyi Minisztérium Vízügyi Intézete (1938) térképén is megjelenítettük (21. ábra), abból a célból, hogy vizualizáljuk a faj elterjedése és az 1860-as években kezdődött nagy folyószabályozások előtt időszakosan és állandóan vízborította területek közötti lehetséges egybeesést.

10.2.3. Környezeti adatok

A környezeti tényezőknek az *Elatine hungarica* előfordulására gyakorolt lehetséges hatását vizsgálандó az Alsó-Tisza-vidéki Környezetvédelmi és Vízügyi Igazgatóság 1951 és 2010 között mért csapadék adatait (PÁLFAI 2011) és a hidrológiai forrásokból (SZLÁVIK 2003, MAGYAR VÍZÜGYI ÉS KÖRNYEZETVÉDELMI KÖZPONTI IGAZGATÓSÁG 2011) származó belvízi elöntés éves maximális területét 1936 és 2010 között vizsgáltuk. A rizs termőterületének változása befolyásolhatja a faj elterjedését, ezért a magyarországi rizs termesztésre vonatkozó adatokat HAJDÚ (2006) cikkéből vettük át.

9.2.4. Adatelemzés

A Magyarországra vonatkozó belvízi elöntési és csapadék adatok statisztikai elemzése lehetővé tette ezeknek a tényezőknek az *Elatine hungarica* előfordulására gyakorolt hatásának vizsgálatát. Mivel a fajnak sok évben nem volt adata (azaz ez a változó erősen 'zéró inflated'), minden évet az *E. hungarica* jelenléte vagy hiánya alapján kódoltunk. Ezt a változót használtuk az ANOVA null hipotézisének tesztelésére, miszerint a csapadék mennyisége és a belvízi elöntés területe nem különbözik egymástól azokban az években amikor észlelték és amikor nem észlelték az *E. hungarica*-t. Az "elöntési" változót a normalitás javításának érdekében log-transzformáltuk.

Mivel 1997 után kevesebb évben nem észlelték a fajt (13 évből mindössze 5-ször), megvizsgáltuk, hogy van-e összefüggés az 1998 és 2010 közötti években az észlelések száma és a belvízi elöntés kiterjedése és az éves csapadék mennyisége között. Ez az elemzés lehetővé tette, hogy értékeljük a fenti faktoroknak az *Elatine hungarica* populáció méretére (nem csupán a jelenlétére/hiányára) gyakorolt hatását. Mivel az észlelések évenkénti száma nem mutatott normális eloszlást ezért Spearman rang

korrelációt alkalmaztunk. Az elemzések R statisztikai környezetben (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010) történtek.

10.3. Eredmények

Összesen 269 florisztikai adatot gyűjtöttünk össze Magyarország, Románia, Szerbia és Szlovákia területéről, 105 flóratérképezési négyzetből (21. táblázat). A legkorábbi észlelés 1798-ból, a legkésőbbi 2011-ből származik. Az 1998 előtti és a recens (1998 utáni) elterjedést a 21-22. ábrákon mutatjuk be. Az összes előfordulás döntő többsége (86%-a) Magyarországról származik, de a Pannon-medencén belül a faj elterjedtebb lehet Románia, Szlovákia és Szerbia területén is, legalábbis a Magyarországgal határos területeken (21. ábra).

21. táblázat. Az *Elatine hungarica* Moesz recens és történeti florisztikai adatai a Pannon-medencében (1798–2011). Az adatok országonként, majd azon belül közigazgatási egységenként, majd azon belül a *települések* nevei szerint alfabetikusan rendezve szerepelnek. A lelőhelyek neve után [szögletes zárójelben] található a Közép-Európai flóratérképezési rendszer (NIKLFELD 1971) azonosítója. Ezt követően a szerző(k)/megtalálók neve(i). Ez után következik (kerek zárójelben) a herbáriumi példányok esetében a gyűjtemény rövidítése (HOLMGREN & HOLMGREN 1998 nyomán); a publikált adatok esetében pedig az irodalmi forrás (a szerzők neve KISKAPITÁLIS szedéssel).

Hungary

Bács-Kiskun megye: *Tiszaécske* [9086] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001).

Baranya megye: *Siklósnagyfalu* [0176] 2005, Csiky J. (CSIKY 2005).

Békés megye: *Békéssámsón* [9590] 2005, Jakab G. (JAKAB 2005). *Békésszentandrás* [9188] 1950-es évek, Csapody V. (CSAPODY 1953); 1999, Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Dévaványa* [8891] 1999, Széll A., Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Doboz* [9293] 2010, Deli T. *Gyomaendrőd* [9091] 1881, Borbás V. (BORBÁS 1881a, 1881b; MOESZ 1908); 1999, Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999); 2010, Deli T., [9090] 2010, Deli T. *Gyula* [9393] 1881, Borbás V. (BORBÁS 1881a, 1881b; MOESZ 1908). *Körösladány* [9092] 2005, Jakab G. (JAKAB 2005); 2010, Deli T. & Kapocsi J. *Köröstarcsa* [9192] 2000, Molnár V. A. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Okány* [9193] 2000, Molnár V. A. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Orosháza* [9490] 2005, Jakab G. (JAKAB 2005). *Sarkadkeresztúr* [9194] 2000, Molnár V. A. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Sarkad-Tarhos* [9293] 2005, Deli T. *Szarvas* [9189] 1940-es évek, Csapody V. (CSAPODY 1953); 1947, leg. Soó R. (DE); 1947–1949, leg. Ubrizsy G. (BP, UBRIZSY 1948, 1961); 1959, leg. Boros Á. (BP); 1998, leg. Molnár V. A., Pfeiffer N. & Vidéki R. (DE, MOLNÁR V. *et al.* 1999); 2011, Mesterházy A. *Szeghalom* [9093] 1999, Molnár V. A., Pfeiffer N. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Tarhos* [9193] 2005, Deli T. *Véztő* [9093] 1881, Borbás V. (BORBÁS 1881a, 1881b; Moesz 1908).

Borsod-Abaúj-Zemplén megye: *Borsodivánka* [8290] 2006, Schmotzer A., [8289] 2006, Schmotzer A., [8389] 2006, Schmotzer A. *Csobaj* [7993] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001); 2010, Takács A. *Egerlövő* [8289] 1999, leg. Molnár V. A. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Mezőkeresztes* [8290] 2006, Schmotzer A. *Mezőkövesd* [8289] 1999, leg. Molnár V. A. (DE, MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Négyes* [8290] 2006, Schmotzer A. *Prügy* [7993] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Szentistván* [8290] 2006, Schmotzer A. *Taktabáj* [7993] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001); 2010, leg. Takács A. (DE). *Tiszabólna* [8290] 2011, Mesterházy A. *Tiszakeszi* [8291]

2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tiszaladány* [7994] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tiszalúc* [7992] 2011, leg. Takács A. (DE). *Tiszavalk* [8390] 2010, Mesterházy A.

Csongrád megye: *Algyő* [9687] 1957, leg. Csapody V. (BP); 2005, Jakab G. & Kapocsi J. (JAKAB 2005), [9787] 2005, Jakab G. (JAKAB 2005). *Baks* [9486] 2000, Molnár V. A., Gulyás G. & Virók V. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Dóc* [9586] 2005, Mesterházy A. *Hódmezővásárhely* [9587] 1950-es évek, Csapody V. (CSAPODY 1953); 1950-es évek, Timár L. (TIMÁR 1954); 1959, leg. Boros Á. (BP); 2004, Jakab G. & Deli T. (JAKAB 2005), [9588] 1999, Jakab G. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999); 2005, Jakab G. & Kapocsi J. (JAKAB 2005). *Maroslele* [9788] 2005, Jakab G. (JAKAB 2005). *Mindszent* [9487] 2011, Mesterházy A. *Nagyér* [9690] 2005, Jakab G., Molnár V. A., Kapocsi J., Somlyay L. & Gulyás G. (JAKAB 2005). *Szeged* [9686] 1950-es évek, Timár L. (TIMÁR 1954), [9687] 2000, Molnár V. A., Virók V. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Szeged-Sándorfalva* [9686] 1942, leg. Polgár S. (BP); 1953, Timár L. (TIMÁR 1957). *Székkutas* [9489] 2005, Jakab G. & Lukács B. A. (JAKAB 2005). *Szentes* [9388] 2000, Molnár V. A., Virók V. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001), [9387] 2005, Jakab G. (JAKAB 2005). *Szentes-Kistóke* [9287] 1951, Timár L. (TIMÁR 1952). *Tiszasziget* [9687] 2000, Molnár V. A., Virók V. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001).

Hajdú-Bihar megye: *Berettyóújfalu* [8795] 1999, Molnár V. A., Pfeiffer N. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Egyek* [8391] 1999, Gőri Sz. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Esztár* [8696] 1998, Molnár A. (MOLNÁR V. et al. 1999). *Földes* [8794] 2006, Lukács B. A. *Hajdúböszörmény* [8293] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Hajdúböszörmény-Pród* [8294] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Hajdúdorog* [8195] 1999, Molnár V. A., Pfeiffer N. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Hajdúnánás* [8195] 1937, leg. Ujvárosi M. (BP, UJVÁROSI 1937), [8194] 1941, leg. Ujvárosi M. (BP). *Hajdúszovát* [8694] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Hencida* [8796] 2006, Lukács B. A. *Hortobágy* [8392] 1947, leg. Soó R. (DE, SOÓ 1948); 1947, Ubrizsy G. (UBRIZSY 1961); 1951, leg. Bánó L. (BP); 1951, leg. Csapody V. (BP, CSAPODY 1953), [8393] 2006, Lukács B. A. *Konyár* [8695] 2011, leg. Király G. (DE). *Konyárisóstófürdő* [8696] 1926, leg. Boros Á. (BP, BOROS 1927). *Pocsaj* [8797] 1998, leg. Molnár A., Molnár V. A., Pfeiffer N. & Vidéki R. (DE, MOLNÁR V. et al. 1999); 1999, leg. Molnár V. A. & Vidéki R. (DE, MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Püspökladány* [8692] 1999, Molnár Zs. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Szerep és Bucsa között* [8792] 1877, Simonkai L. (SIMONKAI 1879; MOESZ 1908). *Újtikos-Tiszagylaháza* [8093] 2010, leg. Takács A. (DE).

Heves megye: *Egerfarnos* [8289] 2006, Schmotzer A. *Heves* [8487] 1999, Schmotzer A. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Hevesvezekény* [8488] 1999, leg. Schmotzer A. (DE, MOLNÁR V. et al. 1999). *Kisköre* [8488] 1999, Schmotzer A. & Tóth L. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Kömlő* [8388] 2006, Schmotzer A. *Poroszló* [8389] 1803, Kitaibel P.; 2006, Schmotzer A.; 2006, Tóth L. *Tarnaszentmiklós* [8488] 2006, Schmotzer A. *Tiszanána* [8488] 1999, leg. Schmotzer A. & Molnár V. A. (DE, MOLNÁR V. et al. 1999); 2006, Schmotzer A., [8489] 2006, Schmotzer A.

Jász-Nagykun-Szolnok megye: *Abádszalók* [8589] 1999, Molnár A., Molnár V. A., Vidéki R. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Alattyán* [8586] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Besenyszög* [8787] 1952, leg. Baksay L. (BP); 1953, leg. Boros Á. (BP); 1950-es évek, Csapody V. (CSAPODY 1953). *Jászboldogháza* [8685] 1999, Molnár V. A., Felföldy L. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Jászárokhalma* [8586] 1815, Kitaibel P. (KITAIBEL in LÖKÖS 2001: 275). *Jáskisér* [8587] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Karcag* [8791] 1999, leg. Molnár V. A. & Pfeiffer N. (DE, MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999); 2000, Molnár V. A. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Kisújszállás* [8790] 1960, leg. Boros Á. (BP). *Kunszentmárton* [9287] 1999, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999); 2000, Molnár V. A., Pfeiffer N. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001); 2010, Mesterházy A. *Mezőtúr* [9090] 2000, Molnár V. A., Virók V. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001), [8989] 1947–1948, Ubrizsy G. (UBRIZSY 1948, 1961), [9089] 1947, leg. Ubrizsy G. (BP, UBRIZSY 1948); 1999, Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Nagyrev* [9086] 2000, Molnár V. A., Pfeiffer N. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Öcsöd* [9188] 2011, Mesterházy A. *Pusztabánréve* [9089] 1948, Ubrizsy G. (UBRIZSY 1961). *Szajol* [8887] 1999, Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Szelevény* [9187] 1999, Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Szolnok* [8787] c. 1855–1860. Kerner A. (KERNER 1868: 228). *Tiszaúrszék* [8588] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tiszaderzs* [8489] 1999, Molnár A., Molnár V. A., Vidéki R. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999); 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tiszaúrszék* [9087] c. 1855–1860. Kerner A. (KERNER 1868: 228). *Tiszaúrszék* [8491] 1999, Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Tiszaúrszék* [8689] 1999, Molnár V.

A., Vidéki R., Pfeiffer N. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999); 1999, leg. Felföldy L. (CL); 2004, leg. Lukács B. A. (DE). *Tiszainoka* [9087] 2000, Molnár V. A., Pfeiffer N. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tiszapüspöki* [8787] 1999, leg. Molnár V. A. (DE, MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999); 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tiszaroff* [8688] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tiszasüly* [8688] 1949, Ubrizsy G. (UBRIZSY 1961). *Tiszavárkony* [8987] c. 1855–1860. Kerner A. (KERNER 1868: 228); 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Túrkeve* [8890] 1948–1949, Ubrizsy G. (UBRIZSY 1961). *Túrtő* [9089] 1948, Ubrizsy G. (UBRIZSY 1961). *Zagyvarékas* [8786] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001).

Pest megye: *Abony* [8886] 2000, Molnár V. A. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Apajpuszta* [8880] 1959, leg. Péntes A. (BP); 1950-es évek, Ubrizsy G. (UBRIZSY 1961). *Cegléd* [8885] 2000, Molnár V. A. & Gulyás G. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Pilisszentkereszt* [8279] 1879, Borbás V. (BORBÁS 1879, 1881a; MOESZ 1908).

Szabolcs-Szatmár megye: *Csaroda* [7800] 1950-es évek, Juhász-Nagy P. (JUHÁSZ-NAGY 1959). *Dombrád* [7797] 1999, Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Szabolcsveresmart* [7698] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tarpa* [7801] 1950-es évek, Juhász-Nagy P. (JUHÁSZ-NAGY 1959). *Tiszaadob* [8093] 1999, Virók V. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999), [7992] 2011, Takács A. *Tiszaeszlár* [7994] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Tiszatelek* [7796] 2000, Molnár V. A. (MOLNÁR V. & GULYÁS 2001). *Vásárosnamény* [7899] 1926, leg. Boros Á. (BP, BOROS 1927); 1929, leg. Margittai A. (BP, CL, MARGITTAI 1939).

Veszprém megye: *Nagyvázsony* [8972] 2005, Mészáros A. & Simon P. (MÉSZÁROS & SIMON 2005).

Románia

Arad megye: *Vârșand* [9394] 1798, leg. Kitaibel P. (BP, KITAIBEL in GOMBOCZ 1945: 286). *Ineu* [9597] 1805, leg. Kitaibel P. (BP, KITAIBEL in LÖKÖS 2001: 47).

Satu-mare megye: *Sanislău* [8399] (OPREA 2005: 229).

Timiș megye: *Timișoara* [0294] 1941, leg. Bujoreau Gh. (CL). *Uliuc* [0394] (OPREA 2005: 229). *Urseni* [0393] (OPREA 2005: 229).

Szerbia

Észak-Bánság körzet: *Padej* [0186] 2011, leg. Peric R. (BEO).

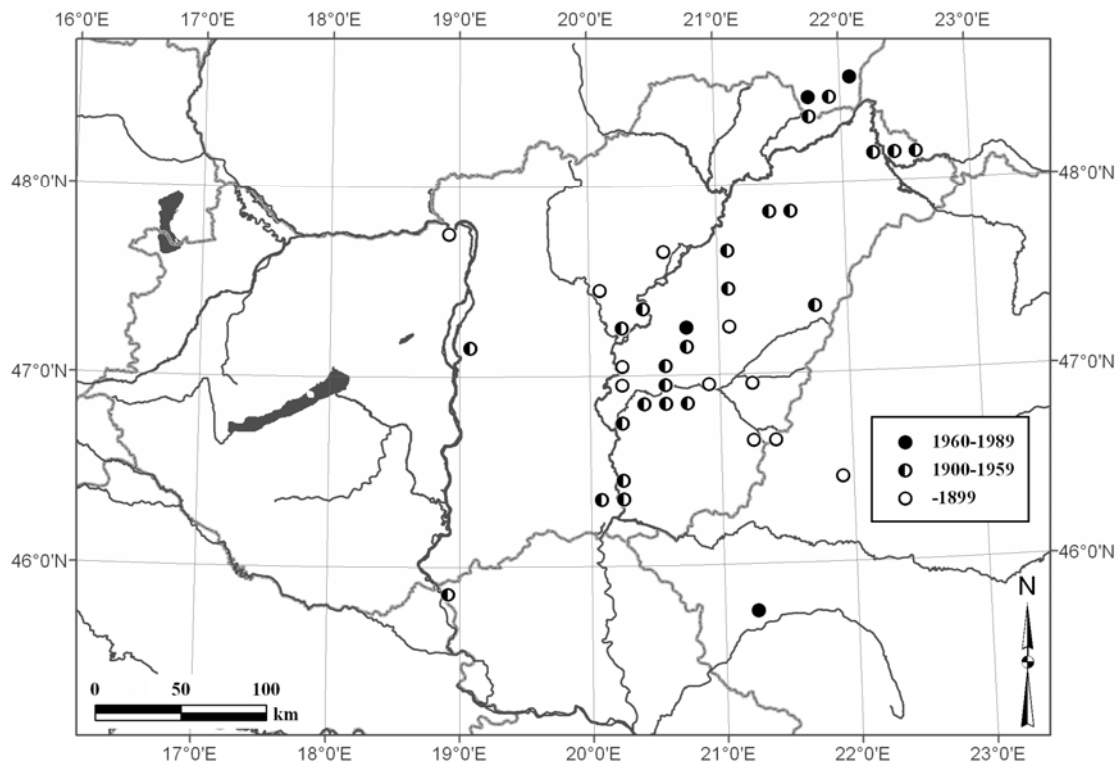
Nyugat-Bácska körzet: *Bezdan* [0179] (JÁVORKA 1924–1925).

Szlovákia

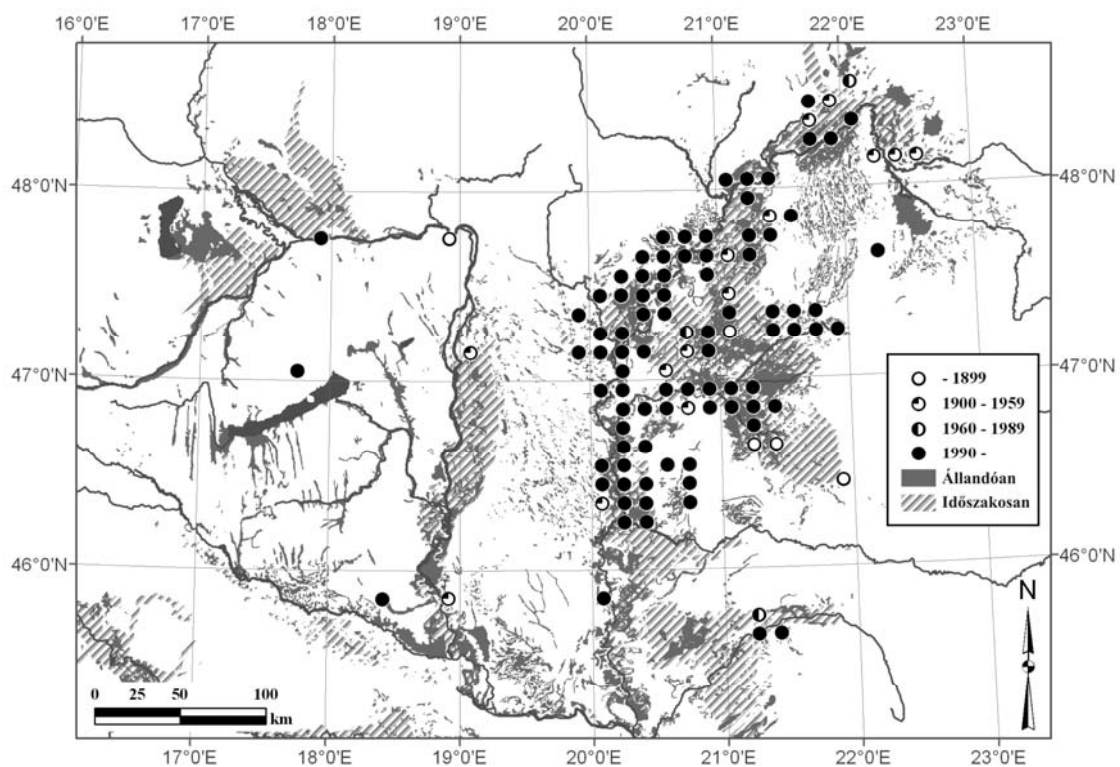
Komárno körzet: *Okánikovo* [8273] 2010, leg. Király G. & Eliáš P. (NI, KIRÁLY & ELIÁŠ 2011).

Michalovce körzet: *Pavlovce nad Uhom* Velké Kapušany („Pavlovce u Kapušan”) [7498] (DOSTÁL 1989: 598, 1991: 571).

Trebišov körzet: *Kráľovský Chlmec* [7597] 1927, leg. Margittai A. („Helmeczy”) (BP, BRA, BRNU, CL, DE, PR, PRC, BRNM, MARGITTAI 1927, 1939). *Somotor* [7596] 1927, leg. Margittai A. („Helmeczy”) (BP, BRA, BRNU, CL, DE, PRC, BRNM, PR, SLO, MARGITTAI 1927, 1939); 1929, leg. Margittai A. (NI, MARGITTAI 1939); 1954, Novák F. A. (NOVÁK 1954, ŤAVODA & GOLIAŠOVÁ 2008); 1965, Májovský J. (ŤAVODA & GOLIAŠOVÁ 2008); 1975, Záborský J. (ŤAVODA & GOLIAŠOVÁ 2008); 1999, Molnár V. A. & Pfeiffer N. (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999). *Streda nad Bodrogom* [7696] 1927, leg. Margittai A. (BP, MARGITTAI 1927, 1939). *Svätá Mária* [7597] 1927, leg. Margittai A. (BRNU, PRC, MARGITTAI 1927, 1939).



20. ábra. Az *Elatine hungarica* észlelései a Pannon-medencében 1989 előtt.



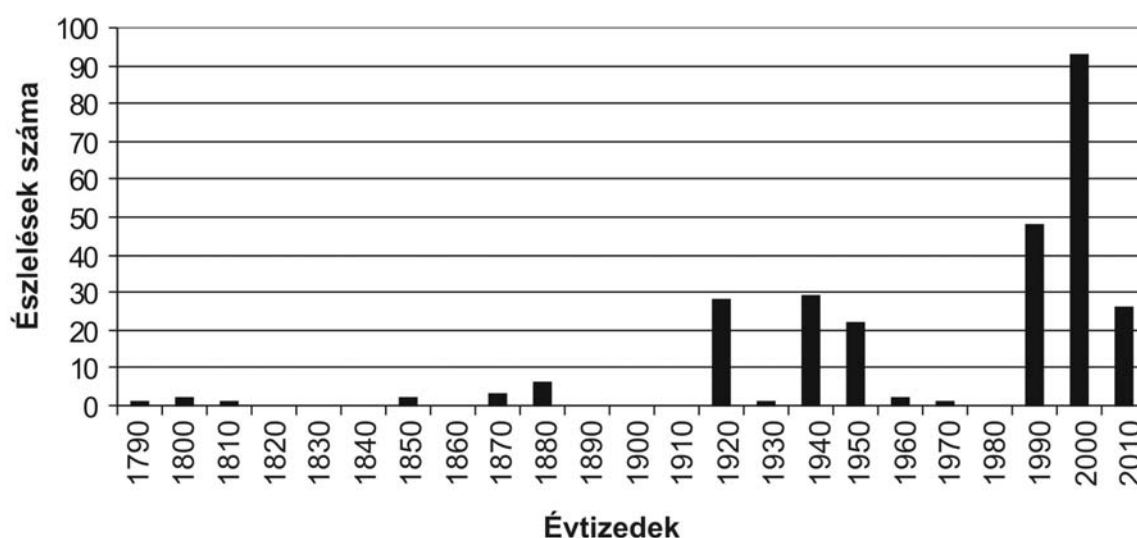
21. ábra. Az *Elatine hungarica* elterjedése a Pannon-medencében, valamint a folyószabályozások előtt állandóan és időszakosan elöntött területek; utóbbiak a Magyar Királyi Földművelésügyi Minisztérium Vízügyi Intézete (1938) térképe alapján.

Az *Elatine hungarica* régió belüli észlelései igen jelentős időbeli egyenlőtlenséget mutatnak (22–23. ábra). Az 1798 és 2011 közötti 213 éves időszakban mindössze 27 évben észlelték. Az 1790-es és az 1930-as évek között csak 10 esztendőből van adata, 13 flóratérképezési négyzetből. 1940 és 1960 között 13 év során találták, többnyire rizsföldeken. Magyarországon – a mesterségesen elárasztott rizsföldek adataitól eltekintve – összesen 18 évben került elő. 1951 és 2010 között a fajt Magyarországon mindössze 9 évben találták, általában 1998 után.

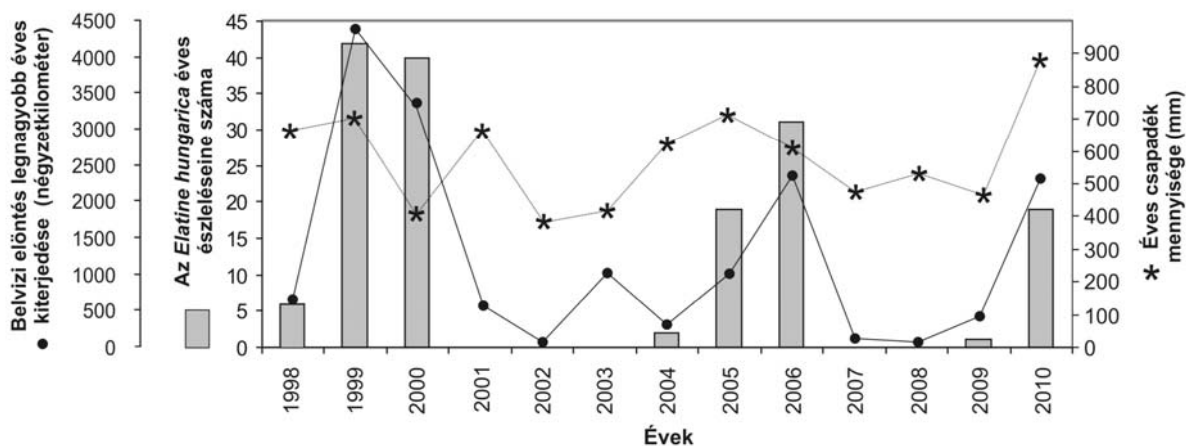
Az éves csapadékmennyiség és a belvízi elöntés maximális kiterjedése szignifikánsan magasabb azokban az években, amikor az *E. hungarica*-t észlelték (22. táblázat). Az *E. hungarica* éves észleléseinek száma 1998 és 2010 között szignifikánsan korrelál a belvízi elöntés maximális kiterjedésével (Spearman rang korreláció, $n = 13$, $\rho = 0,82$; $P < 0,001$), viszont a csapadék éves mennyiségével nem ($\rho = 0,41$; $p = 0,17$).

22. táblázat. Az éves magyarországi csapadékösszeg (1951–2010) és a belvízi elöntés éves magyarországi maximumának (1936–2010) összehasonlítása azokban az években mikor észlelték illetve amikor nem észlelték az *Elatine hungarica*-t a Pannon-medencében.

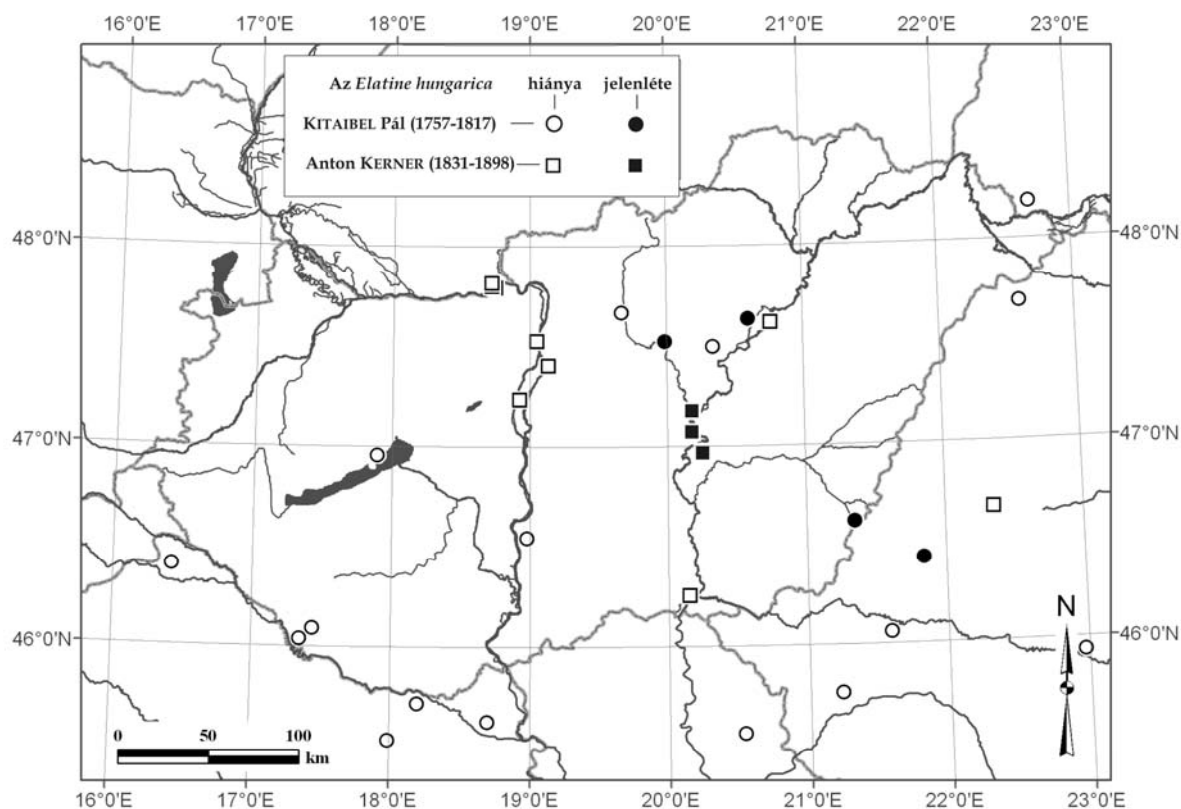
	<i>Elatine hungarica</i> észlelése	n	Átlag	Medián	SE	ANOVA
Éves csapadékösszeg (mm/év)	Igen	9	638	665	46	$F_{1,58}=8,0$; ($P = 0,006^{**}$)
	Nem	51	536	522	13	
Belvízi elöntés éves maximuma (1000 hektár)	Igen	13	231	186	50	$F_{1,74}=14,611$; ($P < 0,001^{***}$)
	Nem	63	78	42	12	



22. ábra. Az *Elatine hungarica* észleléseinek száma a Pannon-medencében évtizedes bontásban.



23. ábra. Az *Elatine hungarica* éves észleléseinek száma a Pannon-medencében 1998 és 2010 között, és az éves csapadékmenyiség és a belvízi elöntés éves maximális magyarországi értékei.



24. ábra. Kitaibel Pál (körök) és Anton Kerner (négyzetek) által a Tiszának az 1860-as években megindult szabályozása előtt észlelt *Elatine hungarica* adatai (fekete szimbólumok), illetve más *Isoëto-Nanojuncetea* fajok adatai (üres szimbólumok).

A faj elterjedése a Pannon-medencében jelentékeny földrajzi egyenlőtlenséget mutat (21. ábra). Az *E. hungarica* ismert előfordulásainak többsége a Pannon-medence keleti részéről, a Tisza és mellékfolyói (Bodrog, Berettyó, Zagyva, Körös; 20-21. ábrák) környékéről vált ismertté. Bár a megfelelő termőhelyek és a fajjal együtt gyakran előforduló olyan taxonok, mint a *Schoenoplectus supinus*, *Lindernia procumbens*, *E.*

alsinastrum és az *Eleocharis acicularis* viszonylag gyakoriak a Duna mellett is, az *E. hungarica* ugyanakkor kifejezetten ritka. Ez a földrajzi egyenlőtlenség tükröződik a régi adatokban is. Az *Elatine hungarica*-t a Tisza 1860-as években kezdődött szabályozása előtt 4 és 3 lelőhelyen találta Kitaibel Pál és Anton Kerner. Ezek a lelőhelyek kivétel nélkül a Tisza vagy mellékfolyói mentén voltak találhatóak. Mindazonáltal, Kitaibel és Kerner más *Isoëto-Nanojuncetea*-fajokat (*Cyperus fuscus*, *Dichostylis micheliana*, *E. alsinastrum*, *Eleocharis acicularis*, *Gnaphalium uliginosum*, *Juncus bufonius*, *Limosella aquatica*, *Lythrum hyssopifolia*, *Marsilea quadrifolia*, *Peplis portula*) is találtak (12 és 6 lelőhelyen), beleértve a Duna-síkját is (24. ábra).

9.4. Diszkusszió

Jelen fejezet ismerteti a kevésbé ismert, veszélyeztetett *Elatine hungarica* elterjedését a Pannon-medencében, irodalmi, herbáriumi adatok és 1998 óta gyűjtött 160 recens előfordulási adat alapján, amelyek jelentős mértékben hozzájárulnak a faj elterjedéséről ismert kép teljesebbé tételéhez. Az *E. hungarica* "szeszélyes" megjelenését több tényező okozhatja. Amint azt DANIHELKA *et al.* (2009) bemutatták, az adott növénycsoportra specializálódott botanikusok száma jelentős szerepet játszik az adott fajok elterjedésének és ökológiájának megismerésében. Ez talán még inkább igaz a vízi növények esetében, ahol a szakértők száma viszonylag kevés (KAPLAN 2010). Mindazonáltal, úgy véljük, hogy a florisztikai kutatás eltérő intenzitása önmagában nem magyarázza a faj időbeli megjelenésében tapasztalható és ebben a fejezetben dokumentált (22-23. ábra) egyenlőtlenségeket. A régió éghajlati adottságai, nevezetesen az éves csapadék mennyiségének és a belvízi elöntés területének jelentős mértékű ingadozása, jelentős szerepet játszanak az *E. hungarica* megjelenésének alakulásában.

Eredményeink arra utalnak, hogy az *E. hungarica* évenkénti előfordulásainak száma jelentősen emelkedik a növekvő mennyiségű éves csapadék és az elárasztott terület nagyságának növekedésével. Ez a két fontosabb környezeti változó egymástól nem független, mivel az előbbi tényező nyilvánvalóan befolyásolja az utóbbit, valamint amiatt, mert a Pannon-medencére földrajzi szempontból jellemző jelentős belvízi elöntések és közvetlen áradások általában az átlagosnál több csapadék

következményei. Emiatt az éves csapadék mennyisége lehet döntő jelentőségű, de nem közvetlen módon. Ahhoz azonban, hogy megértsük miért találtunk szignifikáns összefüggést az éves csapadékmennyiség és a faj előfordulásainak száma között az 1998 és 2010 közötti időszakban, meg kell értenünk a régióban jellemző belvízi elöntési dinamikát. A vizsgált időszakban a legcsapadékosabb évben (2010: 876 mm) több mint kétszer annyi csapadék hullott, mint a legszárazabb évben (2002: 388 mm). Azokban az években, amikor az *Elatine hungarica*-t megfigyelték, az évek átlagos csapadék mennyisége 141 mm-rel több volt, mint azon évek átlaga amikor nem észlelték. A csapadéknak azonban késleltetett hatása van a belvízzel elöntött terület nagyságára, amely jelentősen meghatározza az *E. hungarica* megjelenését. Ezt jól példázza az 1998 és 2002 közötti időszak (23. ábra). Az első két évben az éves csapadékmennyiség viszonylag magas (~ 700 mm) volt, így az időszakosan elöntött terület nagysága elérte a mintegy 350 000 – 450 000 hektárt, amelynek hatására az *E. hungarica* megfigyelések száma jelentősen megnövekedett 1999-ben és 2000-ben. A harmadik évben (2000) viszont csak 411 mm-nyi csapadék hullott, ami az *E. hungarica* észleléseinek számának csökkenését vetítené előre, de ez nem következett be az előző csapadékos évek miatt még fennálló jelentős kiterjedésű belvízi elöntés miatt. Ezzel szemben annak ellenére, hogy 2001-ben jelentős mennyiségű (623 mm) csapadék hullott, de az előző év aszálya miatt nem jött létre jelentős belvízi elöntés és a növény nem került elő.

Az *Elatine hungarica* elterjedésére, megjelenésére ható további korlátozó tényezőként kell számításba vennünk a művelési módok változásait. A faj gyakran található rizsföldeken, amelyek megfelelő mélységben és időtartamban biztosítanak a faj fejlődéséhez elárasztást. A rizstermesztés északi határa a Pannon-medencében található. A 16. századtól kezdve történtek szórványos kísérletek a rizstermesztésre a térség különböző területein. A termesztés főbb körzetei és gyakorlata a második világháború előtti időszakra kialakultak Magyarországon. A rizs termesztése komoly politikai prioritás volt az 1950-es években és a rizzsel bevetett terület nagysága gyorsan emelkedett (1949-ben kb. 20 ezer hektár, míg 1955-ben kb. 87 500 hektár, HAJDÚ 2006). A rizsföldek gyomnövényzetét ebben az időszakban alaposan vizsgálták (SOÓ 1948, UBRIZSY 1948, 1961, CSAPODY 1953) és az *E. hungarica*-t számos

helyen megfigyelték. A rizst termesztették Szerbiában (Vajdaság) és Dél-Szlovákiában is (HEJNÝ 1960, TOSIC 1970), de sokkal kisebb területen, mint Magyarországon. Bár a rizsföldek jelenléte a flórában hasonló hatást okozott Szlovákiában is – például a *Beckmannia eruciformis* észleléseinek növekvő számát (DÍTĚ *et al.* 2011) –, de az *E. hungarica*-t nem találták rizsföldeken Szlovákiában és Szerbiában. A rizs termőterülete gyorsan csökkent Magyarországon 1970 óta. Mindazonáltal, az *E. hungarica* megfigyelések számának csökkenése nem magyarázható csupán a rizstermesztés hanyatlásával. Magyarországon nem volt dokumentált előfordulása a fajnak 1960 és 1998 között (MOLNÁR V. *et al.* 1998, 1999). Ebben az időszakban a magyarországi florisztikai kutatások intenzitása, legalábbis az *E. hungarica* potenciális élőhelyein (például belvizes elárasztott szántókon), valószínűleg túl alacsony volt. Hasonló probléma észlelhető más ismert efemer iszaplakó fajok látszólagos ritkaságával kapcsolatban Cseh Köztársaságban (ŠUMBEROVÁ 2003, ŠUMBEROVÁ *et al.* 2012) és Szlovákiában (ZLACKÁ *et al.* 2006, ELIÁS *et al.* 2011) is. 1998 után a megfelelő termőhelyek célzott keresése és felmérése, korábban nem látott számú élőhely megtalálását eredményezték.

Magyarországon az *Elatine hungarica*-t korábban főként rizsföldeken, az elmúlt évtized során pedig leggyakrabban olyan szántóföldeken találták, amelyek, legalábbis egyes években belvízi elöntés alá kerültek (LUKÁCS *et al.* 2013). Az ilyen területek mezőgazdasági művelés alatt állnak. Az *E. hungarica* magjainak jelenléte e nedves szántókon legalább háromféle módon magyarázható: (i) természetes élőhelyekről vízimadarak révén (epi- és / vagy endozoochória) kerültek ide; (ii) az emberi tevékenység eredményeként vagy (iii) a faj a korábbi természetes vizes élőhely növényzetének maradványának tekinthető, amelynek magjai átvészeli a kedvezőtlen száraz éveket a talajban. A vízimadarak általi terjesztést néhány *Isoëto-Nanojuncetea* faj magjai esetében dokumentálták, például a *Carex bohemica* propagulumai sárral töltött rétek lábára ragadva terjedhetnek (HOHENSEE & FREY 2001). KERNER (1868, 1895) pedig arról számolt be, hogy 21 növényfaj magjait találta vízimadarakra tapadt sárban. Emellett számos újabb közlemény hangsúlyozza mocsári növények és vízi makrofiták esetében az epizoochór (VIVIAN-SMITH & STILES 1994) és az endozoochór (CHARALAMBIDOU & SANTAMARÍA 2002, GREEN *et al.* 2002

MUELLER & van der VALK 2002, CHARALAMBIDOU *et al.* 2003, CHANG *et al.* 2005, WONGSRIPHUEK *et al.* 2008, BROCHET *et al.* 2009, 2010, FIGUEROLA *et al.* 2010) terjesztés jelentőségét. Mindazonáltal néhány ökológus (például CLAUSEN *et al.* 2002) szkeptikusak az ornithochoria valódi jelentőségét illetően a magvak nagy távolságú terjesztésében. Szembetűnő tény, hogy az *Elatine hungarica* sokkal ritkábban található a Duna, a Száva és a Dráva folyók mellett, ami a vízimadarak hatékony terjesztő szerepét megkérdőjelezi. Olyan kismagvú növények (mint az *Elatine* fajok) esetében az elterjedési területen belül megfigyelhető feltűnő hiátusok oka valószínűleg nem a terjedési képességgel magyarázható, vö. számos vizes élőhelyeken előforduló efemer faj (például *Tillaea aquatica*, *Coleanthus subtilis*, és néhány *Elatine*) hatalmas, de diszperz elterjedését (HULTÉN & FRIES 1986). Ez a jelenség tehát sokkal inkább ökológiai tényezőkkel (például a talaj jellemzőkkel) magyarázható, amely jövőbeli vizsgálatok kérdése lehet.

Bizonyították, hogy a növényi propagulumok hatékonyan terjednek emberi járművekkel (CLIFFORD 1959, BAKKER *et al.* 1996). Csehországban egyes izolált tavak között *Elatine* fajok terjednek járművek és az ott dolgozó emberek csizmái révén (ŠUMBEROVÁ *et al.* 2012). Valószínű, hogy a mezőgazdaságban használt gépek és járművek szintén nagy mennyiségű propagulumot terjeszthetnek, de ez a terjedési mód valószínűleg helyi vagy regionális szintre korlátozódik.

Másrészt, az *Elatine* fajok magjai hosszú ideig megőrzik életképességüket (MARGITTAI 1939, DEIL 2005), az *E. triandra* esetén több mint 50 évig (KASAHARA *et al.* 1967). Ebből a szempontból tekintetbe kell venni a viszonylag nagy területen tartósan elöntött területek nagyságát a Pannon-medencében. A 19. század közepén – amikor a folyók szabályozása indult a régióban – a terület 20,5%-a tartósan és további 17,8%-a időszakosan vízzel volt borítva (MAGYAR KIRÁLYI FÖLDMŰVELÉSÜGYI MINISZTERIUM VÍZÜGYI INTÉZETE 1938), PÁLFAI (2003) szerint a folyószabályozások utáni Magyarország alföldi területeinek 60%-át érintheti időszakosan belvízi elöntés.

Az *Elatine hungarica* viszonylagos gyakorisága a megfelelő időszakos vizes élőhelyek jelenlététől függ, különösen mezőgazdasági területen. A mezőgazdasági művelés (például szántás és talaj-tömörödés) valamint a belvíz nagy területen teremt optimálisan nedves, nyitott talaj felszíneket a faj számára. Mindazonáltal, (a

gazdálkodók érdekeit szolgáló) a helyi és regionális szintű vízelvezető csatornák az élőhelyek túlságosan gyors kiszáradását okozhatják. Az *Elatine hungarica*-t (és más apró termetű iszaplakó fajokat) veszélyezteti a hagyományos extenzív művelési módok eltűnése, valamint a fejlett agrotechnika és a herbicidek általános alkalmazása.

TIMÁR & UBRIZSY (1957) szerint a 2,4-diklór-fenoxi-ecetsav és MCP-(2-metil-4-klór-fenoxi-ecetsav) – amelyek széles körben használt gyomirtószeresek – károsítják a fajt.

Az *Elatine hungarica*-t ismeretlen státusú (valószínűleg kipusztult) fajként értékelik Szlovákiában (HOLUB *et al.* 1999: 414., FERÁKOVÁ *et al.*, 2001, ĽAVODÁ & GOLIAŠOVÁ 2008). Azonban a közelmúltban két helyen megtalálták (MOLNÁR V. & PFEIFFER 1999, KIRÁLY & ELIÁS 2011), így a fajt kritikusan veszélyeztetettnak (CR) tartjuk. Hasonló történt Magyarországon, ahol BAGI (1998) vélelmezte a faj kipusztulását.

Mivel a faj ritka, valamint megjelenése és az éves csapadék mennyisége illetve főként az időszakosan elárasztott terület nagysága között szoros összefüggés van, megőrzésére a legjobb stratégia a kiválasztott helyszínek vízügyi rehabilitációja vagy alkalmas élőhelyek létrehozása. E stratégia megvalósítása biztosíthatja az *Elatine hungarica* hosszú távú túlélését lehetővé tevő magbank létrehozását a talajban. Az *E. hungarica* veszélyeztetettségét BILZ *et al.* (2011) irányelveit követve globálisan 'Least Concern'-nek (LC), regionálisan pedig sérülékenynek (VU) ítélik.

„In tutte le pozzanghere sugli in cavi del calcare in tutta Lampedusa copiosissima”
LOJACONO, P.M. (1885): Una escursione botanica in Lampedusa. *Il Naturalista Siciliano* 4.

11 Az *Elatine gussonei* új előfordulása Szicíliában

11.1. Bevezetés

A látonyák (*Elatine*) viszonylagos ismeretlenségét jelzi, hogy az első – és eddig az egyetlen – *Elatine*-monográfiát DUMORTIER (1872) 140 évvel ezelőtt közölte. Hat faj átellenes levélállású és négytagú virágú; közülük Amerikában fordul elő az *Elatine californica* A. Gray, további öt faj Európában is megtalálható: a magyar látonya (*Elatine hungarica* Moesz), csigásmagvú látonya (*E. hydropiper* L.), *E. orthosperma* Düben, *E. macropoda* Gussone, a Gussone-látonya (*E. gussonei* (Sommier) Brullo *et al.*) (UOTILA 2009b, POPIELA & ŁYSKO 2010, COOK 1968). A Földközi-tenger medencéjének partvidékeiről és szigeteiről csak az utolsó kettő előfordulását dokumentálták. Amíg az *E. macropoda* széles elterjedéssel bír a Földközi-tenger partvidékén, Marokkótól és Portugáliától egészen Ciprusig és Izraelig hatol el (POPIELA & ŁYSKO 2010), addig a Gussone-látonya ismert elterjedése néhány szigetre (Lampedusa, Gozo és Málta) korlátozódik (MIFSUD 2006).

A Gussone-látonyát először – *Elatine macropoda* – néven LOJACONO (1885) közölte Lampedusa szigetéről, egy néhány soros élőhelyleírás kíséretében: “mészkő sziklamélyedésekben, egész Lampedusa területén, bőséggel” Később a taxont mint a csigásmagvú látonya egy új változatát (*Elatine hydropiper* L. var. *gussonei*) SOMMIER (1908) írta le ugyancsak Lampedusa szigetéről. Legfontosabb elkülönítő bélyegei a hosszú kocsányú virágok (melyek megkülönböztetik az *E. hydropiper*-től), valamint az erősen görbült magok (melyek megkülönböztetik az *E. macropoda*-tól). SOMMIER & CARUANA GATTO (1915) újabb előfordulási helyeit tette közzé Málta és Gozo szigetéről. BRULLO *et al.* (1988) *Elatine gussonei* néven faji rangra emelték, kihangsúlyozva a növény azonosításában a magok görbületének és a kocsány hosszúságának fontosságát. A faj kifejezetten ritkának mondható, ismert elterjedési területe igen szűk és eddig csupán néhány tucatnyi lelőhelyen került elő: mindössze 4 előfordulása ismert Gozo szigetén és 22 Máltán (MIFSUD 2006).

A faj szerepel az IUCN 2012-es Vörös Listáján (LC) (IUCN 2012). Az 1992-es Európai Közösség Élőhelyvédelmi Irányelvek alapján az Annex II és IV függelékében megtalálható (EEC 1992). Élőhelyei, a mediterrán időszakos tavacskák ('*Mediterranean temporary ponds*') veszélyeztetettek a megváltozott tájhasználat következtében, és szintén szerepelnek az 1992-es Élőhelyvédelmi Irányelvek függelékében (EEC 1992). Habár ennek az élőhelynek növényföldrajzi és fitocönológiai viszonyait intenzíven kutatják például Szardínián (BAGELLA *et al.* 2009, 2012, BAGELLA & CARIA 2012, COGONI *et al.* 2009). Az élőhely elterjedése, florisztikai és természetvédelmi vonatkozásai azonban még mindig alig feltártak Szicíliában.

Jelen fejezetben a ritka és veszélyeztetett *Elatine gussonei* új populációinak szicíliai megtalálásáról számolunk be. A faj azonosításához a mag alaktani vizsgálata mellett molekuláris genetikai azonosítást vettünk igénybe és igyekszünk jellemezni a megtalált élőhelyeket is. Elöljáróban azonban tisztázni kell egy ellentmondást a növény előfordulását illetően. Az EuroMed online adatbázisa (UOTILA 2009b) jelzi a faj előfordulását Máltáról és Szicíliából, utóbbi esetben GIARDINA *et al.* (2007) munkájára hivatkozva. GIARDINA *et al.* (2007: 229.) Szicília edényes növényeinek katalógusában a fajt csak Lampedusáról ismerteti, LOJACONO (1885) cikkére hivatkozva. Nem kétséges, hogy Lampedusa Szicíliához tartozik közigazgatási szempontból, de ez a kis (25,48 km²) sziget messze (mintegy 205 km távolságra) található Szicíliától, 113 km-re a tunéziai partoktól. Emiatt az általunk megtalált lelőhelyek egy Szicília szigetéről eddig nem jelzett és igen kis ismert elterjedési területtel rendelkező hajtásos növényfaj előfordulását reprezentálják. Szicília szigetéről eddig két látványfaj került elő: az *Elatine alsinastrum* L., valamint az *E. macropoda* Gussone (PIGNATTI 1982, GIARDINA *et al.* 2007).

11.2. Anyag és módszer

A terepi kutatások 2012. április 17 és 24-e között zajlottak Szicíliában, ennek során a mediterrán időszakos tavacskákat kerestük és vizsgáltuk.

A lelőhelyek geokordinátáit Garmin EtrexLegens GPS-készülék segítségével határoztuk meg, WGS84 formátumban. A megtalált *Elatine*-populációkból herbáriumi

példányokat gyűjtöttünk, amelyek a Debreceni Egyetem TTK Növényteni Tanszékének herbáriumában kerültek elhelyezésre.

Mivel az amfibikus *Elatine*-fajok rendkívül változékonyak (MASON 1956) és megjelenésük nagymértékben függ a vízborítottságtól és a közvetlen napfény meglététől vagy hiányától (MIFSUD 2006) a megtalált állományokat – a jóval stabilabbnak tekinthető – magvak jellemzői (görbültség mértéke és a maghéj mintázata) (COOK 1968, MIFSUD 2006, BRINKKEMPER *et al.* 2008, UOTILA 2009a, UOTILA 2010, MOLNÁR V. *et al.* 2013a) alapján azonosítottuk. Az összehasonlító herbáriumi anyagot a 25. táblázat mutatja be. A magokon alapuló, alaktani azonosítást molekuláris genetikai módszerekkel ellenőriztük, az ehhez használt növényanyag részben a Debreceni Egyetem TTK Növényteni Tanszékének herbáriumából, részben friss terepi gyűjtésből származott (25. táblázat).

23. táblázat. A magok alaktani jellemzői alapján történő azonosításhoz (Mag) és a molekuláris filogenetikai (Genetika) elemzéshez használt *Elatine*-minták és eredetük. Rövidítések: DE – Debreceni Egyetem herbárium; BP – Magyar Természettudományi Múzeum Növénytár (Budapest) herbárium; Lab. – laboratóriumi tenyészet.

Faj	Lelőhely	Év	Gyűjtő	Mag	Genetika
<i>E. gussonei</i>	Málta: Mellieha	2010	Mesterházy	DE	DE
<i>E. gussonei</i>	Gozo: Ta' Sannat	2012	Molnár V. & Lukács	–	Lab.
<i>E. gussonei</i>	Lampedusa	1908	Ross	BP	–
<i>E. gussonei</i>	Szicília: Modica	2012	Molnár V. <i>et al.</i>	DE	Lab.
<i>E. macropoda</i>	Franciaország: Montbrison	1872	Le Gran	BP	–
<i>E. macropoda</i>	Szardínia: Olmedo	2012	Molnár V. <i>et al.</i>	DE	Lab.
<i>E. macropoda</i>	Spanyolország: Cáceres	2012	Mesterházy	–	Lab.
<i>E. hydropiper</i>	Magyarország: Tiszagyenda	1999	Molnár V. & Pfeiffer	DE	Lab.
<i>E. hydropiper</i>	Lengyelország: Kwiecko	2010	Popiela <i>et al.</i>	–	DE
<i>E. alsinastrum</i>	Magyarország: Tiszalúc	2011	Molnár V. & Takács	–	DE

A terepen gyűjtött magokból ellenőrzött körülmények között, laboratóriumban neveltünk növényeket. A magokat 3 órán keresztül 180 °C-on sterilizált talajra, műanyag edényekbe vetettük. A talaj felszínét desztillált vizes öntözéssel folyamatosan nedvesen tartottuk. A növényeket napi 14 órás megvilágításon, 30 µmol m⁻² sec fényintenzitáson, napközben 22±2 °C-os, éjszaka 18±2 °C-os hőmérsékleten neveltük. Az *in vitro* tenyészetekből (28. ábra) a csírázás megindulása után 9 héttel vettünk genetikai mintát.

Az *Elatine*-minták genetikai jellemzéséhez a nukleáris riboszomális (nr) DNS *Internal Transcribed Spacer* (ITS) nevű szakaszát használtunk. A laboratóriumi munka teljes egészében GULYÁS *et al.* (2005) módszerét követte. Összegezve: a teljes DNS-t kivontuk a mintákból, módosított CTAB-protokollt használva, és PCR készülék segítségével felszaporítottuk az egész nrITS régiót az ITS1A és az ITS4 primerek segítségével. A szekvenálást a Macrogen Inc. (Dél-Korea) végezte. Az nrITS szekvenciákban illesztés után, az 'indel'-eket egy bázisnyi 'gap'-ekké redukáltuk (vagyis szimpla mutációs eseményként lettek figyelembe véve), majd az adatmátrixot a Paup 4.05b program (SWOFFORD 2003) segítségével filogenetikus törzsfán ábrázoltuk. A nyolc rendelkezésre álló minta miatt több módszer alkalmazásának lehetősége is fennállt, elvégeztünk egy maximális parszimónia (MP) vizsgálatot, mely kimutatta az összes lehetséges kladogramot. A topológia statisztikai támogatottságát ezen fa esetében bootstrap vizsgálattal biztosítottuk, mely során 1000 pszeudoreplikációt végeztünk. Hogy egy alternatív filogenetikus hipotézis potenciális jelenlétét ellenőrizzük más keresési ismérvek alapján, a korábbi adatmátrixon egy maximum likelihood (ML) keresést végeztünk RaxML eszközökkel (STAMATAKIS *et al.* 2008), ami a topológia erőteljességét jellemezte 100 lépéses bootstrap pszeudoreplikáció során. A kapott fákat FigTree v.1.3 programban jelenítettük meg (RAMBAUT 2012).

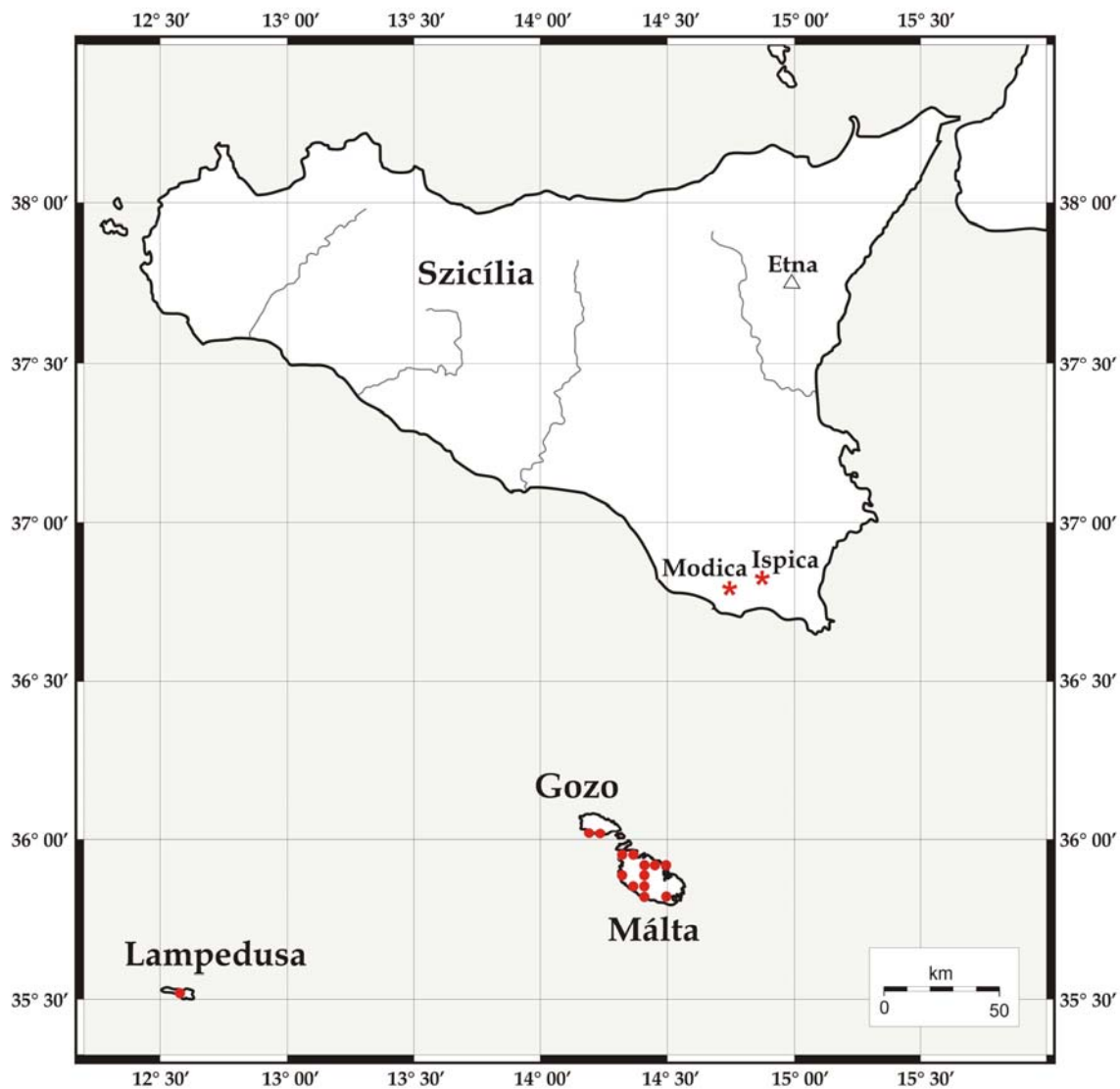
11.3. Eredmények és értékelésük

11.3.1. Az újonnan megtalált lelőhelyek

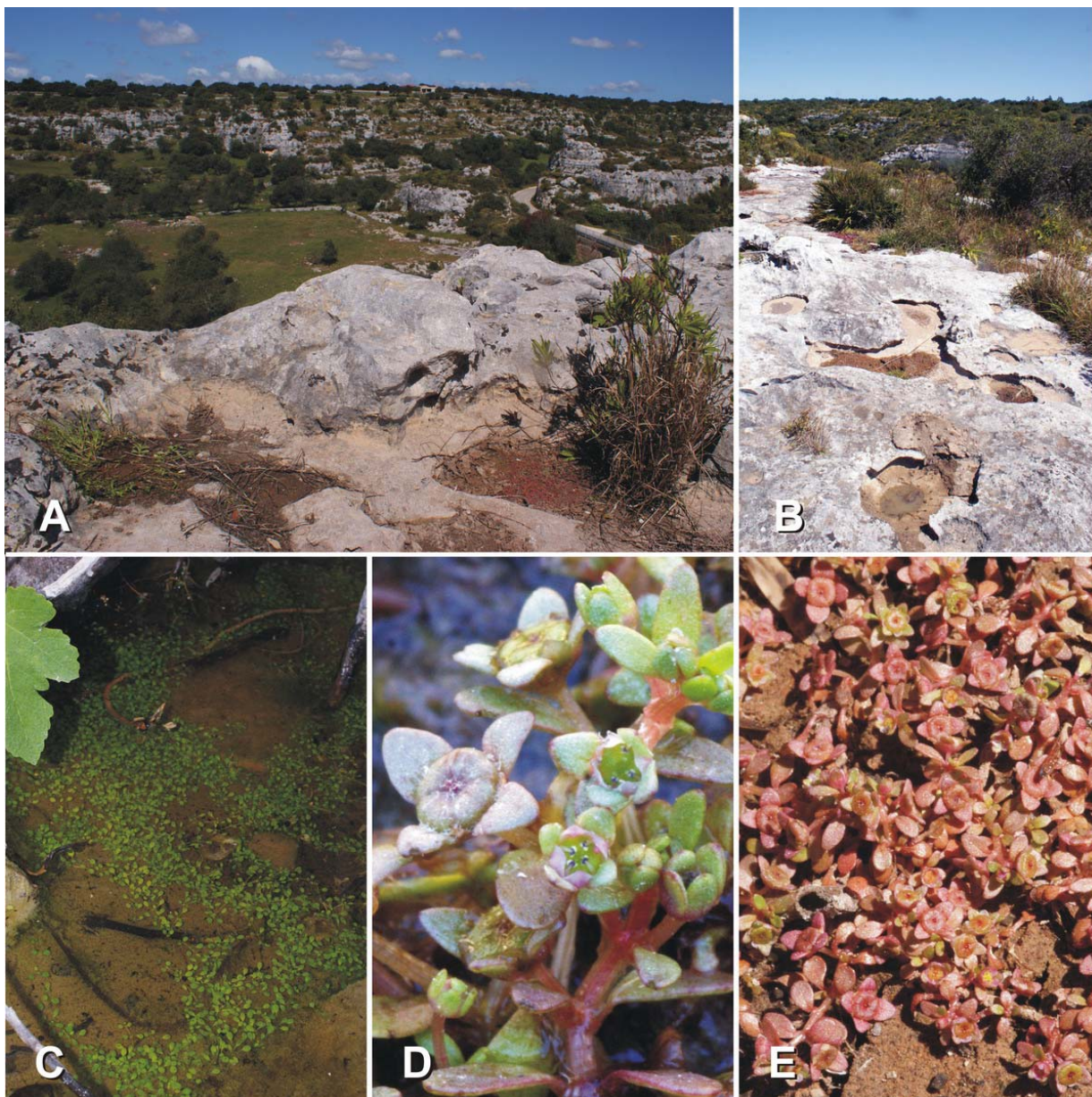
A Gussone-látonyát három helyen találtuk meg Szicília délkeleti részén (25. ábra). Két lelőhelye április 21-én került elő Modica közelében (N 36.76914°, E 14.77805°; N 36.77242°, E 14.77682°), és egy további április 24-én Ispica mellett (N 36.78928°, E 14.92355°). Ezek a lelőhelyek mintegy 95 km távolságra esnek a jól ismert máltai *E. gussonei* populációktól, és 240 km-re Lampedusa szigetétől. A növény új előfordulásai 150 és 230 m-es tszf magasságban találhatóak, sík mészkőplatók eróziós mélyedéseiben (26. ábra A-B.); a termőhelyek nagyon hasonlóak a máltaiakhoz (MIFSUD 2006). Modicánál számos virágzó és termést érlelő növényt találtunk,

elsősorban a növény szárazföldi alakját. Árnyékos mélyedésben, kb. 6–10 cm mély vízben viszont előkerült a vízi alak is (26. ábra C).

Ispica mellett a növény kiszáradt telepeit találtuk, de azonosításuk lehetséges volt a nagy számban megtalálható érett mag alapján.

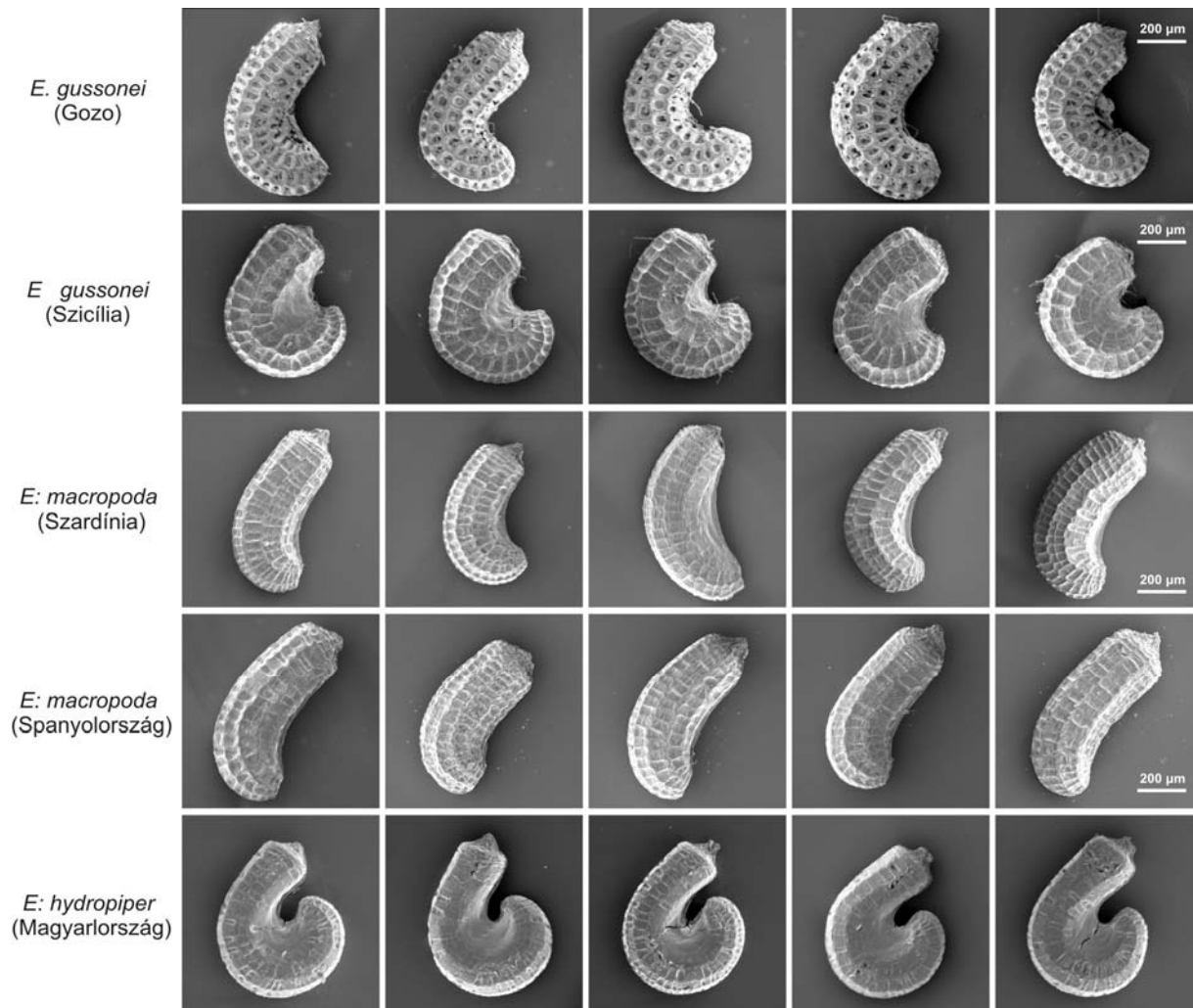


25. ábra. Az *Elatine gussonei* ismert lelőhelyeinek térképe [a máltai és gozo-i lelőhelyek MIFSUD (2006) nyomán]. Az új lelőhelyeket csillag jelöli.

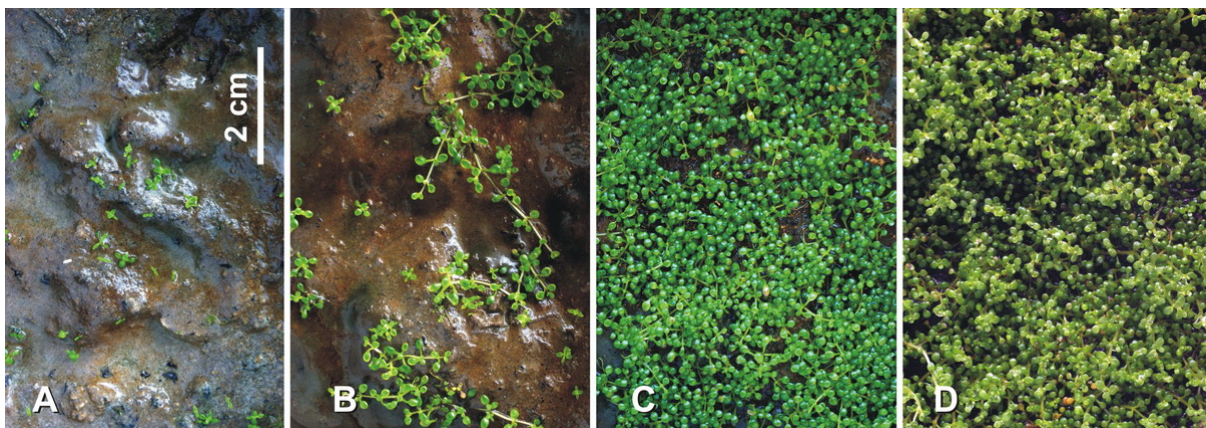


26. ábra. Az *E. gussonei* lelőhelye Modicánál (A–B). Vízi alak (C), virágzó és termést érlelő példány (D), és a napfényen megvörösödött termékes példány (E).

Az *Elatine gussonei* (beleértve a Szicíliában újonnan talált növényeket is) magjai erősebben görbültek, mint az *E. macropoda* esetében, de kevésbé, mint az *E. hydropiper* magjai (27. ábra). A viszonylag jelentős görbültség miatt az *E. gussonei* magjainak konkáv oldalán áttetsző, félhold alakú membrán figyelhető meg. A maghéjon az *E. gussonei* esetében szabályos hexagonális gödörkék figyelhetők meg. E tekintetben az *E. hydropiper* és az *E. macropoda*, kifejezetten elkülönül tőle hosszúkás-hexagonális gödörkéik révén (27. ábra).



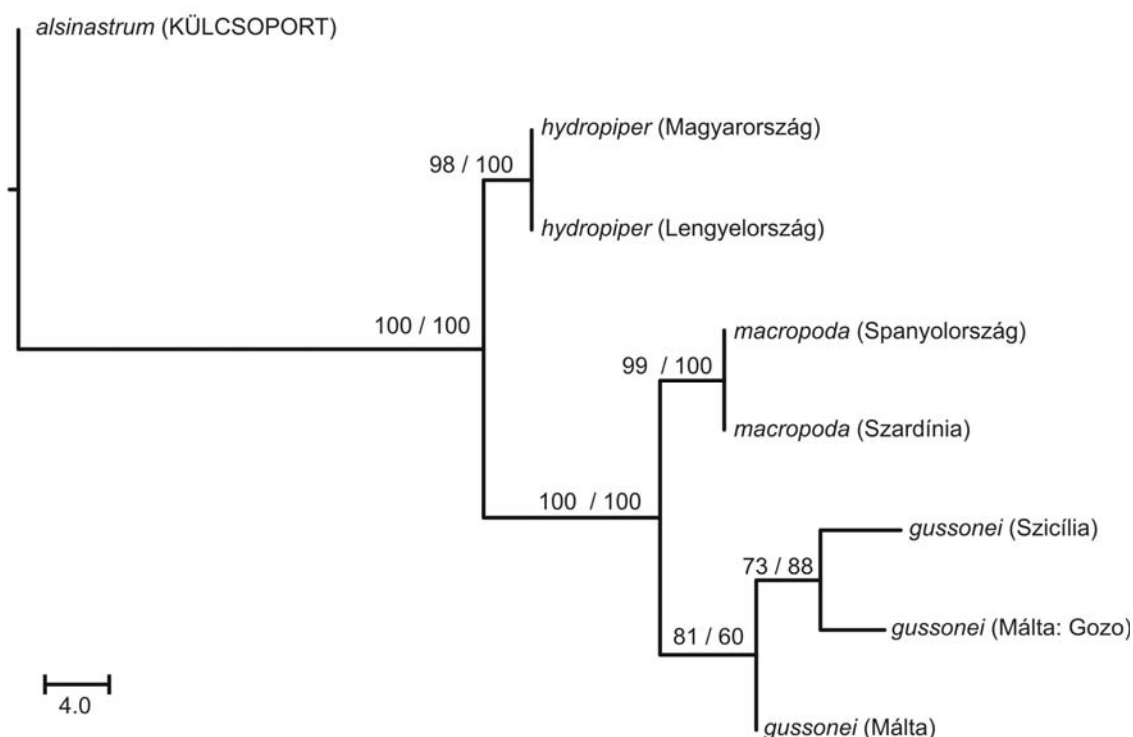
27. ábra. Az *Elatine gussonei*, az *E. macropoda* és az *E. hydropiper* magjainak összehasonlítása.
Méretvonal: 200 µm. (A. Popiela felvételei)



28. ábra. *Elatine gussonei* laboratóriumi tenyészet fejlődése: 7 nappal (A), 21 nappal (B), 42 nappal (C) és 63 nappal (D) a magvetés után.

12.3.2. Genetikai azonosítás

A teljes nrITS régiót (ITS1 spacer – 5.8 S gén – ITS2 spacer) eredményesen amplifikáltuk PCR-reakció során, minden minta esetében (25. táblázat). Az eredményül kapott szekvenciák illesztetlen hosszúsága 630 és 631 bp között változott, az illesztett mátrix 636 pozíciót tartalmazott. A parszimónia szempontjából variábilis pozíciók száma 54 volt a teljes adatsoron, és ebből 23 volt informatív a parszimónia számára. A maximum parszimóniai kritériumok alkalmazása melletti keresés egyetlen legparszimóniusabb fát eredményezett (29. ábra) ahol az összes elágazás mérsékelt (73–81%) vagy magas (98–100%) bootstrap támogatást kapott. Megegyező topológiát és hasonló támogatottsági értékeket eredményezett a Maximum Likelihood keresés a RaxML klaszteren. A két eltérő filogenetikai farekonstrukciós módszerrel kapott hasonló és robusztus eredmény alapján, nagy bizonyossággal állíthatjuk hogy a legparszimóniusabb fa (29. ábra) megfelelően reprezentálja a vizsgált taxonok filogenetikai kapcsolatát.



29. ábra. A vizsgált fajok egyetlen legparszimóniusabb filogenetikai fája (filogram-ként ábrázolva). Az ágak felett olvasható számok bootstrap értékek (1000 pszeudo-replikáció Maximum Parszimónia kritérium / 100 pszeudo-replikáció Maximum Likelihood kritérium). A méretvonal a genetikai távolságot mutációs lépések feltüntetésével jelzi.

Mindkét alkalmazott filogenetikai fa rekonstrukciós módszer első elágazásként határozottan elkülönítette az erőteljesen görbült magvú, mérsékelt övi elterjedésű fajt (*E. hydropiper*), a mediterrán elterjedésű fajoktól. A mediterrán leszármazási vonalon belül a két különböző földrajzi régióból származó *E. macropoda* minták alkotják az egyik kládot, míg a máltai, gozoi és szicíliai *E. gussonei* minták együttesen egy másikat. Mindez az *E. macropoda* és *E. gussonei* fajok genetikai differenciációját igazolja. Érdekesség, hogy míg az *E. hydropiper* és az *E. macropoda* esetében a vizsgált 2-2 minta egymással identikus, az *E. gussonei* esetében a szicíliai minta kismértékű genetikai differenciálódást mutat a másik két állományhoz képest (29. ábra). Ezzel együtt a filogenetikai fa-rekonstrukció alapján a szicíliai minta egyértelműen az *E. gussonei* leszármazási vonalba tartozik.

A populációk között meglévő genetikai különbség magyarázatául szolgálhat, hogy az *Elatine gussonei* esetében számoltak be a nemzetségen belül eddig talált legnagyobb kromoszómaszámról (KALINKA *et al.* submitted), ami megemelkedett ploidia-szintre utal. Ez elősegítheti nrITS paralóg szekvencia változatainak fennmaradását (BALDWIN *et al.* 1995, ÁLVAREZ & WENDEL 2003). Mindazonáltal, ez a duplikációs esemény valószínűleg az *E. gussonei* kialakulása után (egy önmegporzó faj autopoliploidizációja révén) következett be. Ebből adódóan az nrITS különböző kópiáit ortológoknak tekinthetjük (vö. DOYLE & GAUT 2000), ezért használhatjuk őket fajok elkülönítésére és DNS-barcoding céljaira. A most elmondottakat valamint a szicíliai minta a filogenetikai fán való elhelyezkedését figyelembe véve, bizonyosan kijelenthetjük, hogy a Szicília szigetén megtalált növény az *E. gussonei* fajhoz tartozik.

A veszélyeztetett fajként számon tartott *Elatine gussonei* elterjedése, mint a jelen fejezet mutatja, nem korlátozódik csupán 3 kicsiny szigetre és nagyon valószínűnek tartjuk, hogy Szicília szigetén is ennél több populáció létezik. Mivel azonban a növény szicíliai előfordulásai is közel vannak utakhoz, valamint lakott területhez, több veszélyeztető tényezője is lehet az élőhelyeknek, mint például bányászat, építkezés vagy útépítés.

„*Elatine-k után kell nézni a szántóföldek olyan mélyebb fekvésű részein, amelyek nagyobb esőzések után víz alatt állanak és emiatt a vetés kiázott a víz alól felszabadult szántóföldek helyét valóságos szőnyeggel takarja be az Elatine hungarica*”
MARGITTAI A. (1927): Az Északkeleti-Felvidék *Elatine*-fajai. – *Magyar Bot. Lapok* 26: 15–18.

12 Kontinentális időszakos tavak vegetációjának diverzitása és természetvédelmi értéke

12.1. Bevezetés

Az időszakos tavak ('temporary ponds' vagy 'vernal pools') kis kiterjedésű és sekély vizű vizes élőhelyek, amelyekre többnyire egyéves, amfibikus növényfajok előfordulása jellemző (PINTO-CRUZ *et al.* 2009). Széles elterjedésűek, megtalálhatók a Mediterráneumban (ZACHARIAS & ZAMPARAS 2010; GRILLAS *et al.* 2004), a trópusokon (BAMBARADENIYA *et al.* 2004) és a kontinentális klímazónában. Európában a Közösségi jelentőségű élőhelyek között tartják őket számon és számos ritka, veszélyeztetett növényfajnak szolgálnak élőhelyül. Az időszakos vizes élőhelyek földrészünkön növényzeti- és élőhelytípusok (egyéves és évelő vegetációtípusok) széles skáláját ölelik fel (DEIL 2005; PINTO-CRUZ *et al.* 2009). A mediterrán időszakos tavak általános ökológiája (ZACHARIAS & ZAMPARAS 2010; PINTO-CRUZ *et al.* 2011; BAGELLA & CARIA 2012), veszélyeztetettsége (RHAZI *et al.* 2001), megőrzési aspektusai (RHAZI *et al.* 2004; PINTO-CRUZ *et al.* 2009), és diverzitása intenzíven kutatott és megfelelően dokumentált. Nemrégiben derült ki, hogy a mediterrán bioklimatikus régióban ez az egyik legérdekesebb élőhelytípus, amely számos rendkívül ritka és izolált fajnak ad otthont (MÉDAIL 2004).

Kontinentális klímában az időszakos vizes élőhelyek igen sekély vízmélységgel jellemezhetők, rendszerint folyók árterein vagy más vízzel telített talajú helyeken jelennek meg, ahol az asztatikus körülmények (a víz időszakos borítása) könnyen előfordulnak. Ilyen körülmények gyakran állnak elő szántóföldeken (DEIL 2005). A mezőgazdaságilag művelt területeken kialakuló időszakos tavakat különböző nevekkkel illetik: 'farmland ponds' (GIORA *et al.* 2010), 'segetal fields with inland water' (CSIKY & OLÁH 2006), 'vernal pools on soils with bad water balance' (PÁL *et al.* 2006), 'ephemeral mudflat vegetation' (BISSELS *et al.* 2005), 'dwarf plant communities' (DEIL 2005); ill. megfelelő syntaxonok (Nanocyperion; Isoeto-Nanojuncetea; ELLENBERG

1988) neveit alkalmazzák. A mediterrán 'temporary pools' és a kontinentális klímában szántóföldeken kialakuló időszakos vizes élőhelyeknek számos közös jellegzetessége van: a legfőbb faktor árvizek és/vagy megnövekedett csapadékmennyiség által megemelt a talajvízszint télen vagy tavasszal (ZACHARIAS & ZAMPARAS 2010). Mindezek alapján az élőhelytípusnak – hasonlóan a mediterrán időszakos tavakhoz ('Mediterranean temporary pools', MTP) megnevezéshez – javasoljuk a kontinentális időszakos tavak ('Continental temporary pools', CTP) megnevezést.

Hasonlóan a MTP-hoz a CTP-k jelentősen autonóm hidrológiai viszonyokkal (elárasztott és kiszáradt időszakok váltakozásával) jellemezhetők, rendszerint kis kiterjedésű mélyedéseket foglalnak el, amelyek elegendően hosszú ideig kerülnek víz alá ahhoz, hogy hidromorf talaj, valamint vízi vagy amfibikus növényközösségek alakuljanak ki (BAGELLA & CARIA 2012).

Amennyiben a vízborítás megfelelő ideig fennmarad, különleges, amfibikus növényfajok által uralt vegetációtípus fejlődhet ki. A nyári aszály megszünteti az állandóbb vizű termőhelyekre jellemző, gyakoribb vízi- és mocsári növények létfeltételeit (ZACHARIAS & ZAMPARAS 2010). A CTP-k legnagyobb valószínűséggel folyók egykori árterületein alakulnak ki, amelyeket a folyószabályozások vágtak el a közvetlen áradásoktól. A legjelentősebb különbség a mediterrán és kontinentális időszakos tavak között, az a tény, hogy az utóbbiak többnyire (bár nem kizárólagosan) belvizes szántókon alakulnak ki. Ezeken a termőhelyeken belvízi elöntés idején a talajművelés és a gyomirtás csaknem lehetetlen, emiatt nagyon különleges vegetáció alakul ki (ALBRECHT 1999; BAUMANN & TÄUBER 1999; TÄUBER 2000; TÄUBER & PETERSEN 2000), mégpedig látszólagosan véletlenszerűen és nem egyszer hosszú dormanciát követően (POPIELA 2005).

A belvizes szántók megjelenése szórványos és szabálytalan, gyakran előfordul, hogy ezeket a területeket évtizedeken keresztül nem borítja víz, majd bizonyos években a jelentős csapadékmennyiség következtében elöntésre kerülnek. HOFFMANN *et al.* (2000) szerint a kontinentális időszakos vizes élőhelyek kialakulása különleges éghajlati tényezőknek (jelentős előző évi csapadék, viszonylag hűvös tavasz és viszonylag meleg és nedves nyár) köszönhető. A kontinentális időszakos tavak fajai

hosszú távú tartós nyugalmi állapothoz alkalmazkodtak. Jellemző rájuk a hosszú távú perzisztens magbank, a csírázás nagy plaszticitása és a jelentős vegetatív plaszticitás is (POSCHLOD *et al.* 1999). Számos faj nagyon nagy számban állít elő magvakat (BISSELS *et al.* 2005) és magjaik a talajban évtizedekig vagy akár több mint 100 évig megőrzik életképességüket (DEIL 2005). Olyan ritka és veszélyeztetett fajok, amelyek látszólag évtizedek hiányoznak a vegetációban, megtalálhatók a talaj magbankban (POSCHLOD 1993).

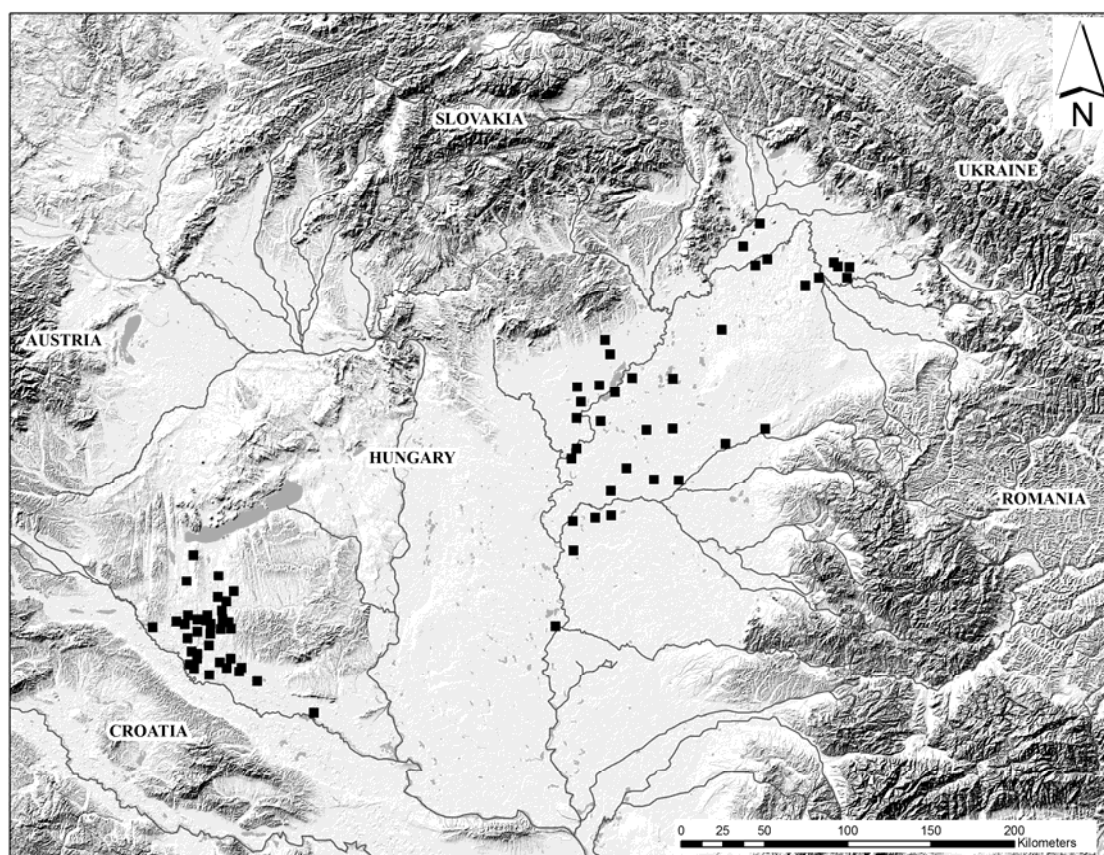
Az édesvízi élőhelyek a globális biológiai sokféleség legdiverzebb és legveszélyeztetettebb komponensei közé tartoznak (DUDGEON *et al.* 2006). A mezőgazdaságilag hasznosított tájon belül, az édesvízi tavak bizonyítottan biodiverzitási "forró pontok" (DAVIES *et al.* 2008; THIÉRE *et al.* 2009), és a kontinentális édesvízi növény- és állatvilág értékes információkat szolgáltat az élőhelyek ökológiai minőségéről (OERTLI *et al.* 2005). A Pannon-medencében miután a nagyszabású folyószabályozásokat követően jórészt mezőgazdasági területek váltották fel a természetes ártéri élőhelyeket, az édesvízi biológiai sokféleség elszigeteltté és veszélyeztetetté vált. A kontinentális időszakos vizes élőhelyek sérülékenyek kis kiterjedésük, sekély vízük miatt és az intenzív mezőgazdasági és vízrajzi beavatkozások következtében.

A fejezet célja a kontinentális időszakos vizes élőhelyek természetvédelmi értékelése. A különböző élőhelytípusok tájszintű diverzitáshoz kapcsolódó természetvédelmi értékelésére a faji sokféleség additív particionálása nyújt lehetőséget (VEECH *et al.* 2002; ERŐS 2007). Ez a módszer lehetővé teszi egy hierarchikus skála mentén a teljes (gamma) diverzitás felbontását lokális, habitat-on belüli/közösségi (alfa) és közösségek közötti (béta) komponensekre. Céljaink a következők voltak: i) azonosítani az időszakos vizek típusait a növényzet összetétele alapján; (ii) meghatározni a kontinentális időszakos vizek növényközösségeinek diverzitását (a florisztikai összetétel értelmében).

12.2. Anyag és módszer

12.2.1. A vizsgált terület

A munkát a Pannon-medencében (EEA 2008; 30. ábra), a Tisza és a Dráva folyók síkján végeztük. A 19. században kezdődött nagyléptékű folyószabályozások az egész régió hidrológiai sajátosságait átalakították. A teljes Pannon-medencében az emberi tevékenység egyes természetes élőhelyek erőteljes átalakulását, sőt akár eltűnését okozta, másfelől viszont új vizes élőhelyeket hozott létre. Állóvizek (holtmedrek) százai keletkeztek a folyók mentén, míg más élőhelyek megritkultak, átalakultak vagy eltűntek (szikes tavak, mocsarak). Az erősen átalakult jelleg ellenére, az eredeti hidrológiai karaktert előidéző környezeti feltételek még mindig léteznek, hiszen a heves esőzéseket követően a belvízi elöntések kirajzolják az egykori mocsarak és tavak alakját. Ilyen időjárási körülmények után alakulhatnak ki több ezer hektáron belvízi elöntések a szántóföldeken, melyek mérete néhány m² és 10 hektár között változik és az elöntés általában néhány hónapig tart a vegetációs időszakban.



30. ábra. A 72 időszakosan elöntött mintaterület elhelyezkedése a Pannon-medencében.

12.2.2. Adatgyűjtés és elemzés

A hajtásos növényfajok abundancia adatait gyűjtöttük 17, jellegzetes Isoëto-Nanojuncetea vegetációval rendelkező lelőhelyen 2 × 2 méteres, véletlenszerűen elhelyezett növénytársulástani felvételek (BRAUN-BLANQUET 1951) segítségével. A mintavételi területek kiválasztásánál két szempontunk volt. Egyrészt az ország belvíz által fenyegetett területein kerestünk belvízi elöntés alatt álló művelt szántóföldeket, másrészt a megtalált belvizes szántók közül azokat vontuk be a vizsgálatba, amelyeken 'törpekákás' (*Isoëto-Nanojuncetea*) jellegű növényzet volt megtalálható. Kihagytuk tehát azokat ahol például az alkalmazott agrotechnikai eljárások, herbicidkezelés miatt a növényzet fajösszetétele eltérő volt vagy a friss elöntésekben a vegetáció 'kialakulatlan' volt. Irodalomban közölt, a Tisza és a Dráva síkján, 55 lelőhelyen, törpekákás iszapnövényzetben készült társulástani felvételeket (TIMÁR 1952, 1957; UBRIZSY 1961; PÁL *et al.* 2006) szintén bevontunk az elemzésbe. Összesen, 72 időszakosan elöntött vagy elárasztott szántóföldön készült, 183 társulástani felvétel állt rendelkezésünkre. Az irodalmi adatok A-D értékeit százalékos értékekké transzformáltuk (DIERSCHKE 1994). Minden mintavételi helyre jellemző volt a kis vízmélység és a különböző mértékű emberi befolyás. Előzetesen két élőhelytípust feltételeztünk. A belvizes szántókról (AF) 143 felvétel adatai álltak rendelkezésre (103 saját terepi és 40 irodalmi felvétel), rizsföldekről (RPF) összesen 42 felvétellel rendelkezünk, ezek közül 3 volt saját és 39 irodalmi. A hajtásos növények azonosításához KIRÁLY (2009) művét használtuk. A Characeae fajokat csak nemzetség szinten azonosítottuk. A nyers adatmátrixot szintetikus bélyegek szempontjából elemeztük. A fajok konstanciáját a társulástani felvételek alapján, veszélyeztetettségüket nemzetközi szinten IUCN (2012), nemzeti szinten pedig KIRÁLY (2007) alapján értékeltük. A fajokat életformájuk szerint den HARTOG & SEGAL (1964) nyomán a következő kategóriákba soroltuk: hidrofitonok (többnyire vízborítás alatt élő növények), higrofitonok (többnyire nedves, vizes talajon élő fajok), helofitonok (mocsári fajok) és 'egyéb' (minden más kategória). Az élőhelytípusokat és az indikátor fajokat kétutas indikátor faj analízis ('two-way indicator species analysis', TWINSpan) segítségével azonosítottuk.

A fajok abundanciájának térbeli mintázatát térbeli autokorreláció számításával vizsgáltuk, mégpedig a Moran index (I) használatával (MORAN 1950). Mivel térbeli autokorrelációt találtunk az adatsorban (Moran index = 0,57019; Z érték = 0,066, $p = 0,0001$) generalizált legkisebb négyzetek ('Generalised Least Square', GLS) modellt használtunk a potenciális növényközösség-típusok közötti szignifikáns különbségek meghatározásához. A Moran indexet az *ape* programcsomag használatával számítottuk R statisztikai környezetben (PARADIS *et al.* 2004; R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008); a GLS analízist a *nlme* programcsomag használatával végeztük R statisztikai környezetben (PINHEIRO *et al.* 2012; R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008).

A TWINSpan osztályozás a Community Analysis programcsomag 4 (Pisces Conservation Ltd.) használatával történt. Az élőhelycsoportok és a megbízható diagnosztikus fajok meghatározásához főkomponens analízist (PCA) végeztünk a CANOCO 4.5 program (ter BRAAK & ŠMILAUER 2002) használatával.

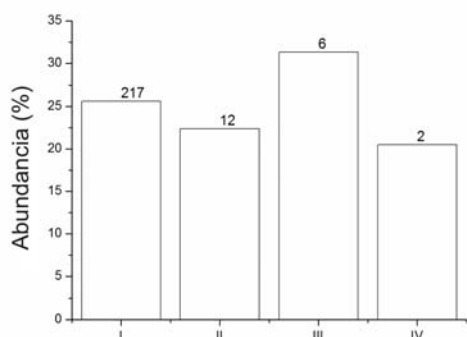
A TWINSpan elemzés és a főkomponens analízis által megállapított élőhelytípusok konzervációbiológiai értékeléséhez additív partícionálást (VEECH *et al.* 2002) végeztünk. A diverzitást kiszámoltuk (i) a felvételek szintjén az élőhelytípuson belül (alfa diverzitás); (ii) az egyes élőhelyeken belül a különböző felvételek között (béta₁ diverzitás); (iii) az élőhelytípusok között a Pannon-medencén belül (béta₂ diverzitás), és (iv) a teljes Pannon-medencére (teljes vagy gamma diverzitás).

Három diverzitás indexet alkalmaztunk, olyanoktól, amely nagyobb súlyt helyeznek a fajgazdagságra, azokig, amelyek a domináns vs. ritka fajok abundancia arányait veszik figyelembe: (i) a fajok száma; (ii) Shannon diverzitás (domináns és ritka fajok egyenlő súlyozása) és (iii) Simpson diverzitás (az abundáns fajok súlyozásával). A élőhelyek közötti béta diverzitást a teljes (gamma) és az alfa diverzitás különbségeként számítottuk (VEECH *et al.* 2002). A diverzitás számításokat a Species Diversity & Richness 4.1.2 program (Pisces Conservation Ltd.) segítségével végeztük.

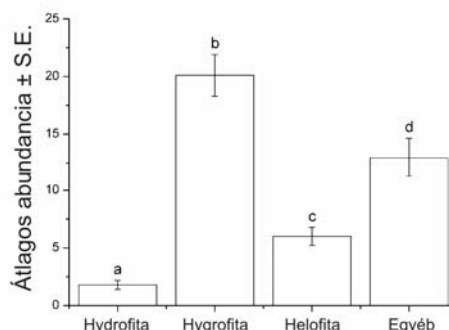
12.3. Eredmények

12.3.1. Élőhely jellemzés

A felvételekben nem találtunk konstans fajt (amely a felvételek 80–100%-ában előfordulna). A 6 gyakori faj (amelyek a felvételek 40–60%-ában megtalálhatók) adják a felvételek abundanciájának átlagosan több, mint 30%-át. A 217, a felvételekben ritkán (<20%) előforduló faj adja a felvételek abundanciájának mintegy 35%-át. A két szubkonstans (a felvételek 60–80%-ában előforduló) és a 12 eseti előfordulású (21–40%) faj rendre a felvételek abundanciájának átlagosan 20% és 22%-át adják (31. ábra és 24. táblázat).



31. ábra. A különböző konstancia értékű csoportok átlagos abundanciái a 183 felvétel alapján. Az oszlopok feletti számok a fajok számát jelzik.



32. ábra. A főbb életforma csoportok abundanciái a 183 felvétel alapján. Az oszlopok feletti betűk a szignifikáns különbségeket (t-teszt) jelzik.

Az életforma spektrum (32. ábra) alapján a felvételeket iszaplakó higrofitonok dominálják. A termesztett növények és a szántóföldi gyomok életforma kategóriái is magas értékeket érhetnek el, míg a hidrofitonok (vízinövények) és helofitonok (mocsári fajok) igen kis abundanciával szerepelnek. A fajlistából 6 faj veszélyeztetettség közeli, 1 faj veszélyeztetett és 2 faj adathiányos az IUCN (EU27) Vörös Lista szerint (25. táblázat). Magyarországon 6 faj áll jogszabályi védelem alatt.

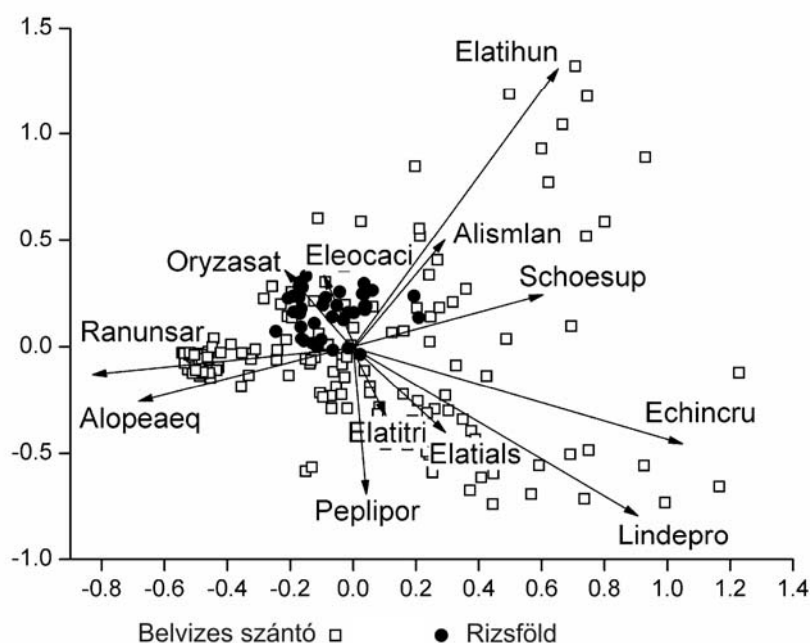
12.3.2. Élőhelytípusok

A TWINSPLAN elemzés két különböző élőhelytípus csoportot különített el: a rizsföldeket és a belvizes szántókat (24. táblázat). A GLS szignifikáns különbségeket mutat a fajok abundanciáját tekintve rizsföldek és a belvizes szántók között ($p < 0,001$).

24. táblázat. A 183 felvétel habitat típusai és indikátor fajai a TWINSpan osztályozás alapján és a fajok átlagos borítása. A diagnosztikus fajokat keret jelzi.

	Rizsföld	Belvizes szántó		Rizsföld	Bevizes szántó
<i>Alisma gramineum</i>	6.959184	0.852941	<i>Juncus compressus</i>	0.306122	4.220588
<i>Alisma lanceolata</i>	3.55102	13.18382	<i>Lathyrus tuberosus</i>	0.142857	0.007353
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	0.653061	5.014706	<i>Lemna minor</i>	10.12245	6.492647
<i>Alopecurus aequalis</i>	0.122449	12.91176	<i>Limosella aquatica</i>	2.163265	3.816176
<i>Alopecurus pratensis</i>	11.40816	0.963235	<i>Lindernia dubia</i>	0.020408	6.838235
<i>Anagallis arvensis</i>	0.122449	0.125	<i>Lindernia procumbens</i>	4.142857	43.58088
<i>Beckmannia eruciformis</i>	0.632653	0.044118	<i>Lycopus europaeus</i>	0.040816	0.544118
<i>Bidens tripartita</i>	0.142857	2.963235	<i>Lysimachia nummularia</i>	0.306122	0.007353
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	5.306122	0.566176	<i>Lythrum hyssopifolia</i>	0.428571	9.779412
<i>Butomus umbellatus</i>	3.081633	0.227941	<i>Lythrum virgatum</i>	0.102041	0.294118
<i>Callitriche palustris</i>	0.265306	0.080882	<i>Matricaria recutita</i>	0.183673	1.786765
<i>Centunculus minimus</i>	0	0.477941	<i>Mentha aquatica</i>	0.040816	0.007353
<i>Cerastium glomeratum</i>	0	0.360294	<i>Mentha pulegium</i>	0.469388	0.088235
<i>Chara sp.</i>	1.22449	3.161765	<i>Peplis portula</i>	3.795918	23.55147
<i>Cirsium arvense</i>	0.122449	0.742647	<i>Phragmites australis</i>	0.102041	0.036765
<i>Cyperus difformis</i>	7.755102	0.522059	<i>Plantago major</i>	0.408163	3.036765
<i>Cyperus fuscus</i>	0.612245	2.647059	<i>Polygonum aviculare</i>	1.591837	0.941176
<i>Cyperus glomeratus</i>	0.122449	0.051471	<i>Polygonum hydropiper</i>	0.122449	0.536765
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0.122449	0.227941	<i>Polygonum lapathifolium</i>	0.040816	0.544118
<i>Echinochloa coarctata</i>	2.163265	0.022059	<i>Polygonum mite</i>	0	0.727941
<i>Echinochloa crus-galli</i>	4.040816	51.61029	<i>Portulaca oleracea</i>	0.040816	0.102941
<i>Eleocharis carniolica</i>	0	0.073529	<i>Pulicaria vulgaris</i>	0.938776	0.147059
<i>Eleocharis mamillata</i>	0.020408	0	<i>Ranunculus aquatilis</i>	0.857143	0.007353
<i>Elatine alsinastrum</i>	4.918367	16.44118	<i>Ranunculus repens</i>	0.040816	0.161765
<i>Elatine hungarica</i>	39.53061	37.96324	<i>Ranunculus sardous</i>	0.285714	10.18382
<i>Elatine hydropiper</i>	0.204082	0.147059	<i>Ranunculus sceleratus</i>	0.122449	3.683824
<i>Elatine triandra</i>	17.20408	11.20588	<i>Rorippa austriaca</i>	0.081633	0.036765
<i>Eleocharis acicularis</i>	10.67347	0.683824	<i>Rorippa islandica</i>	0.020408	1.044118
<i>Eleocharis palustris</i>	10.14286	3.654412	<i>Rorippa sylvestris</i>	2.285714	0.742647
<i>Epilobium tetragonum</i>	0.040816	0.279412	<i>Rumex stenophyllus</i>	0.183673	0.882353
<i>Fallopia convolvulus</i>	0.122449	0.007353	<i>Salvinia natans</i>	0.755102	0.007353

	Rizsföld	Bevizes szántó		Rizsföld	Bevizes szántó
<i>Galium palustre</i>	0.122449	0.007353	<i>Schoenoplectus lacustris</i>	0.979592	0.051471
<i>Glyceria fluitans</i>	0.44898	5.992647	<i>Schoenoplectus mucronatus</i>	0.979592	0.992647
<i>Gnaphalium luteo-album</i>	0.102041	0.007353	<i>Schoenoplectus supinus</i>	10.55102	27.59559
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	0.020408	0.485294	<i>Setaria pumila</i>	0.122449	0.088235
<i>Gratiola officinalis</i>	0.142857	0.183824	<i>Stachys palustris</i>	0.040816	0.014706
<i>Hibiscus trionum</i>	0.122449	0.022059	<i>Typha angustifolia</i>	5.163265	2.323529
<i>Juncus articulatus</i>	0.061224	0.911765	<i>Typha latifolia</i>	4.326531	13.5
<i>Juncus bufonius</i>	0.061224	8.235294	<i>Typha laxmanni</i>	0.081633	0.007353



33. ábra. A 72 lelőhelyről származó 183 társulástani felvétel főkomponens analízis (PCA) általi ordinációja. Minden pont (körök és négyzetek) egy-egy felvételt reprezentálnak. A pontok közelsége a fajkompozíció hasonlóságát mutatja. A nyilak iránya és hossza egy fajnak a felvételek egy csoportjára gyakorolt hatását mutatja. Rövidítések: Alismlan - *Alisma lanceolata*; Alopeaeq - *Alopecurus aequalis*; Elatihun - *Elatine hungarica*; Elatitri - *Elatine triandra*; Elatials - *Elatine alsinastrium*; Eleocaci - *Eleocharis acicularis*; Schoesup - *Schoenoplectus supinus*; Echincru - *Echinochloa crus-galli*; Lindepro - *Lindernia procumbens*; Oryzasat - *Oryza sativa*; Peplipor - *Peplis portula*; Ranunsar - *Ranunculus sardous*.

A rizsföldek indikátor fajai az *Oryza sativa*, *Eleocharis acicularis* és az *Elatine triandra*. A bevizes szántókon kialakuló élőhelyek karakterisztikus fajai az *Alisma lanceolata*, *Alopecurus aequalis*, *Echinochloa crus-galli*, *Elatine hungarica*, *Elatine*

alsinastrum, *Lindernia procumbens*, *Peplis portula*, *Ranunculus sardous*, *Schoenoplectus supinus* és a *Typha latifolia*.

25. táblázat. A fajok veszélyeztetettségének IUCN-kategóriái nemzeti (IUCN) és európai (EU27) szinten és részesedésük a teljes varianciából [var(y)] minden IV, III, II konstanciájú faj és néhány ritka (I) faj esetében, 183 felvétel alapján. Rövidítések: DD - adathiányos; EN - veszélyeztetett; NT – veszélyeztetettség közeli, LC – nem fenyegetett. Var(y): fajonkénti kumulatív ‘fit’, mint a variancia része a PCA ordinációban.

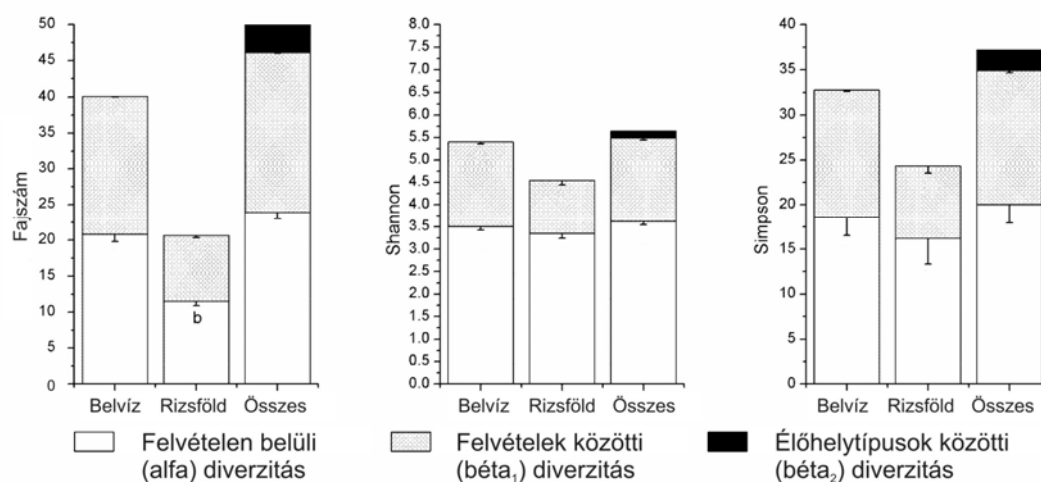
IUCN	IUCN (EU27)	Védettség	Taxon	Konstancia	var(y)
LC		Védett	<i>Echinochloa crus-galli</i>	IV	22.11
			<i>Lindernia procumbens</i>	IV	20.26
NT DD LC LC	NT NT NT	Védett	<i>Alopecurus aequalis</i>	III	5.78
			<i>Elatine alsinastrum</i>	III	8.52
			<i>Elatine hungarica</i>	III	24.85
			<i>Elatine triandra</i>	III	9.00
			<i>Typha latifolia</i>	III	7.03
			<i>Lythrum hysoppifolia</i>	III	5.83
			<i>Peplis portula</i>	III	11.51
DD	DD		<i>Schoenoplectus supinus</i>	III	14.75
LC	NT		<i>Alisma gramineum</i>	II	1.84
LC	LC		<i>Alisma lanceolata</i>	II	7.33
			<i>Alisma plantago-aquatica</i>	II	2.95
			<i>Eleocharis palustris</i>	II	4.12
			<i>Juncus bufonius</i>	II	3.84
			<i>Limosella aquatica</i>	II	2.38
			<i>Polygonum aviculare</i>	II	0.74
			<i>Ranunculus sardous</i>	II	4.77
LC			<i>Typha angustifolia</i>	II	2.18
LC	EN	Védett	<i>Elatine hydropiper</i>	I	0.14
LC	LC		<i>Eleocharis acicularis</i>	I	2.43
LC	NT	Védett	<i>Eleocharis carniolica</i>	I	0.05
LC	DD		<i>Eleocharis mamillata</i>	I	0.00
LC	NT		<i>Eleocharis ovata</i>	I	3.11

A PCA ordináció (33. ábra) a rizsföldi felvételek lényegesen nagyobb homogenitását érzékelteti. Az ordinációs diagram jobb oldali, felső negyedében elkülönül az *Elatine hungarica* előfordulásával jellemezhető felvételek kis alcsoportja. Egy másik alcsoport különíthető el a diagram jobb alsó negyedében, amelyet az *Echinochloa crus-galli*, *Lindernia procumbens*, *Elatine triandra* és *Elatine alsinastrum* előfordulása jellemez. A bal oldalon a *Ranunculus sardous* és az *Alopecurus aequalis* által dominált másik csoport is elkülöníthető. A főkomponens analízis első négy tengelyének sajátértékei rendre 0,148; 0,094; 0,062 és 0,057, és az összegzett varianciájuk 36,2%. Az PCA ordinációban a lelőhelyek által leginkább meghatározott

fajok az *Elatine hungarica*, *Lindernia procumbens*, *Echinochloa crus-galli*, *Peplis portula* és a *Schoenoplectus supinus* voltak (lásd: 25. táblázat).

12.3.3. Diverzitás partíciónálás

A faji sokféleség alfa diverzitása szignifikánsan kisebb a rizsföldeken, mint a belvizes szántókon (34. ábra). A lelőhelyi diverzitáson (β_{a1}) belül ugyanilyen mintázat figyelhető meg. A lelőhelyeken belüli összesített diverzitás (teljes $\beta_{a1} = 222,16 \pm 0,7\%$) olyan magas értékű, mint az összes lelőhely alfa diverzitása (teljes alfa = $239 \pm 9,06\%$). Az élőhelyek közötti diverzitás viszonylag magas ($\beta_{a2} = 93\%$). A fajgazdagságban megjelenő összesített tájszintű mintázatokat az egy lelőhelyen belüli diverzitás (alfa: 51%) fejezte ki leginkább, majd ezt szorosan követi a lelőhelyek közötti (β_{a1} : 47%) diverzitás, míg az élőhelytípusok sokfélesége (β_{a2} : 2%) igen alacsony volt.



34. ábra. A két élőhelytípus fajszám, a Shannon és a Simpson diverzitás szerinti TWINSpan elemzéssel végzett additív partíciónálása a megfelelő (S.E.) tartományokkal.

A rizsföldek és a belvizes szántók Shannon diverzitása igen hasonló mértékű (RPF-alfa: $3,35 \pm 0,1$ SE, AF-alfa: $3,5 \pm 0,08$ SE), míg a rizsföldek egy lelőhelyen belüli diverzitása (β_{a1}) szignifikánsan alacsonyabb (34. ábra). Az élőhelytípusok közötti diverzitás viszonylag alacsony ($\beta_{a2} = 0,15$). A Shannon diverzitásban megjelenő összesített tájszintű mintázatokat leginkább a lelőhelyek közötti diverzitás fejezte ki

(alfa: 55%), ezt követi az egy lelőhelyen belüli diverzitás (béta₁: 29%) és végül az élőhelytípusok sokfélesége (béta₂: 16%).

A Simpson diverzitás mintázata némileg hasonló a Shannon diverzitáséhoz (34. ábra). A rizsföldek és a belvizes szántók alfa diverzitása hasonló mértékű (RPF-alfa: $16,63 \pm 2,74$ SE, AF-alfa: $16,31 \pm 1,86$ SE). A rizsföldek egy lelőhelyen belüli diverzitása (béta₁) szignifikánsan alacsonyabb. Az élőhelytípusok között diverzitás viszonylag magas (béta₂ = 2,34). Az Simpson diverzitásban megjelenő összesített tájszintű mintázatokat leginkább a lelőhelyek közötti diverzitás fejezte ki (alfa: 56%), ezt követi az egy lelőhelyeken belüli diverzitás (béta₁: 41%) és végül az élőhelytípusok sokfélesége (béta₂: 6,5%).

12.4. Diszkusszió

A kontinentális éghajlatú Pannon-medencében a mezőgazdaságilag művelt területeken kialakuló időszakos tavacskák az édesvízi biodiverzitás megőrzése szempontjából fontos élőhelyeknek bizonyultak, amelyek meglepően nagy számú hajtásos növényfajnak adnak otthont. Ebben a fejezetben elsőként számoltunk be a kontinentális időszakos tavak növényzetének természetvédelmi jelentőségéről. Eredményeink hangsúlyozzák, hogy az élőhelytípus edényes flóráját az elárasztott-nedves talajon életképes fajok, a víz alatt és nedves iszapon is előforduló amfibikus fajok és a mélyebb vizekhez alkalmazkodott vízinövények alkotják.

Az időszakos tavacskák élőhelyi jellegzetességeit és florisztikai összetételét kevéssé tanulmányozták a Pannon-medencében, valószínűleg ritkaságuk, időszakos jellegük miatt és azért, mert mezőgazdaságilag művelt területeken belül „rejtőzködnek” a vegetációt tanulmányozó szakemberek előtt. Syntaxonómiai szempontból e törpekákás növényi közösségek az Isoëo-Nanojuncetea osztályba tartoznak (POPIELA 2005, BORHIDI *et al.* 2012) és a legtöbb rendelkezésre álló irodalmi forrás (TIMÁR 1952, 1957; UBRIZSY 1948, 1961; SOÓ 1948, PIETSCH 1973, DEIL 2005) többé-kevésbé leíró jellegű. Ugyanazokon a helyszíneken más osztályokba (Potametea, Phragmitetea, Magnocaricetea) tartozó társulások is jelen lehetnek, sőt a törpekákás növénytársulások helyébe általában Bidentetea közösségek lépnek a természetes szukcesszió során.

A különböző magyarországi törpekákás növénytársulások élőhelyigénye különböző (CSIKY & OLÁH 2006). Ezek az élőhelyi különbségek nem tükröződnek a vizsgálatunkban, valószínűleg az alkalmazott nagy lépték következtében. A főkomponens analízis és a TWINSpan elemzés alapján a vizsgált közösségek két csoportba oszthatók. Ez az eredmény ellentétben áll az atlanti-mediterrán területeken tapasztaltakkal (PINTO-CRUZ *et al.* 2009), amely több különböző típust különített el. A TWINSpan elemzés eredményei jelentős különbségeket mutatnak a rizsföldek és a belvizes szántók növényzete között, ami arra utalhat, hogy a különböző élőhelyek különböző fajkészlettel rendelkeznek. Bár a rizsföldek csoportja a főkomponens analízisben elkülönülő és összetartó pontfelhőt alkot, elkülönülésüket a többi felvételtől csak mint alcsoportot értékeljük, mivel, csoportjukat körbeveszik a többi felvételek. Utóbbiakon belül is több alcsoport lenne képezhető, de bármely ökológiai következtetés levonása nélkül.

Az élőhelyek közötti diverzitási különbségek kicsik. Az élőhelytípusok közötti Shannon diverzitás (H') minimális volt; az élőhelytípusok közötti eltérés a fajok számában és a Simpson diverzitásban pedig viszonylag alacsony. Mindezen eredmények alátámasztják azt a véleményünket, hogy vizsgálati objektumunkat egy közös élőhelytípusnak érdemes tekinteni.

Az *Elatine hungarica*, *Elatine triandra*, *Eleocharis acicularis* és *Echinochloa crus-galli* a legfontosabb őshonos karakterfajai mindkét élőhelytípusnak. Bár a *Peplis portula*, *Schoenoplectus supinus*, *Eleocharis acicularis*, *Elatine triandra* és *Alisma lanceolata* mindkét típusú élőhelyen megjelennek, de a rizsföldeken jellemzőbbek.

12.4.1. Az időszakos tavacskák növényfajainak diverzitása és megőrzése

A vélemények megoszlanak arról, hogy az időszakos vagy az állandó édesvízi élőhelyek rendelkeznek nagyobb diverzitással. Egyes tanulmányok (NILSSON & SVENSSON 1995; FAIRCHILD *et al.* 2003) megállapították, hogy az időszakos tavacskáknak nagyobb a faji sokféleségük (Dytiscidae és Culicidae tekintetében), míg GIORA *et al.* (2010) úgy találta, hogy az állandó vízű tavacskák rendelkeznek diverzebb növény- és bogár közösségekkel. Vizsgálatunk azt mutatja, hogy a kontinentális időszakos tavacskáknak sokkal jelentősebb a növényi diverzitása, mint

a mezőgazdasági tavaknak ('farmland ponds', GIORA *et al.* 2010), vagy más ártéri édesvízi élőhelyeknek (LUKÁCS *et al.* 2009, 2011). Mindazonáltal eredményeinket úgy kell értelmezni, mint fontos, de nem kizárólagos jellemzőjét ezeknek az élőhelyeknek, mert mintavételünk egyértelműen a jellegzetes Isoëto-Nanojuncetea növényzettel rendelkező tavacskákra irányult.

Az IUCN Vörös Lista (IUCN Red List of Threatened Species) a növény és állatfajok globális veszélyeztetettségére vonatkozó legátfogóbb forrás. Amellett, hogy nélkülözhetetlen információkat szolgáltat a természetvédelmi erőfeszítések középpontjában álló fajokról, az egyik leghasznosabb eszköz a megőrzésre érdemes területek kijelölésében is. Emellett, a vörös listák adatait természeti erőforrások menedzselésének tervezéséhez is használják (RODRIGUES *et al.* 2006), például környezeti hatásvizsgálatok, nemzeti biodiverzitási stratégiák és cselekvési tervek kidolgozása során (MEYNELL 2005).

A jellegzetes Isoëto-Nanojuncetea növényzettel rendelkező kontinentális időszakos tavacskák nagy természetvédelmi jelentőséggel rendelkeznek, mert kis területi kiterjedésük ellenére számos ritka és veszélyeztetett faj élőhelyei. Számos karakterisztikus és indikátor fajuk (például *Elatine triandra*, *Elatine alsinastrum*, *Elatine hungarica*, *Lindernia procumbens*, *Schoenoplectus supinus* és *Alisma gramineum*) felkerült nemzetközi és országos vörös listákra. Közülük az IUCN Vörös Listán és a Berni Egyezményben is szereplő *Lindernia procumbens*, valamint a Magyarországon védett *Elatine hungarica* a belvizes szántók jellegzetes fajai, amelyek aláhúzzák élőhelyük védelmének szükségességét. Védelmük másik oka élőhelyeik megszüntetésének vagy degradálódásának riasztó üteme. A Pannon-medence jórészt nagy, mára szabályozott folyók (Duna, Tisza, Körös, Maros, Dráva) egykori, ma már jelentős részben művelés alatt álló árterületein fekszik. A mezőgazdasági tevékenységnek egyaránt fontos szerepe van ezeknek az élőhelyeknek a létrehozásában és megszüntetésében is. A szántás biztosítja a megfelelő nyílt (növényzetmentes) talajfelszíneket, és azokban az években, amikor a jelentős csapadékmennyiség következtében belvízi elöntés jön létre, optimális körülmények keletkeznek a törpekákás növényzet kialakulásához. De a helyi és regionális szinten megvalósított vízelvezető csatornák komolyan

veszélyeztethetik ezeket az élőhelyeket, a területek kiszáritásával, mielőtt a jellegzetes növény közösség kialakulhatna.

A fajgazdagságra, a Shannon és Simpson diverzitásra irányuló számítások hasonló alfa diverzitási értékeket eredményeztek a vizsgált élőhelyekre, amely növényzetük kis léptékben is érzékelhető nagyfokú heterogenitására utal. Összességében eredményeink természetvédelmi üzenete a következőkben foglalható össze: mivel a heterogenitás fenntartása a legjobb stratégia ezeknek az élőhelyeknek és fajaiknak a megőrzésére, olyan sok és olyan nagy helyszínt kell kijelölni védelemre (megfelelő művelésre), amennyit csak lehetséges. Az eredmények arra is utalnak, hogy egyes területek különös jelentőséggel bírnak ezeknek az élőhelyeknek és fajoknak a megőrzésében.

A meglehetősen nagyszámú mintavételi hely biztosítja, hogy az elemzés során megfigyelt térbeli mintázatok hűen tükrözzék a kontinentális időszakos tavacskák tájszintű ökológáját és diverzitását. Eredményeink összhangban vannak azokkal a tanulmányokkal (DAVIES *et al.* 2008), amelyek hangsúlyozzák a mezőgazdasági tájakon belül található vizes élőhelyek jelentőségét, és ellentmondanak azoknak a jelenlegi elképzeléseknek, amelyek nagy jelentőséget tulajdonítanak a vízi biodiverzitás megőrzésében a Víz Keretirányelv (2000/60/EK) szempontjából kitüntetett jelentőségű nagy víztesteknek. Eredményeink is alátámasztják azoknak a vizsgálatoknak (WILLIAMS *et al.* 2004; OERTLI *et al.* 2005) az eredményeit, amelyek szükségesnek tartják a mezőgazdaságilag hasznosított édesvízi élőhelyek jogi védelmét.

12.4.2. Következtetések

Eredményeink szerint a Pannon-medencében a kontinentális éghajlati hatás alatt kialakuló időszakosan vizes élőhelyek vegetációjuk alapján értékes élőhelyek. Ebben a mezőgazdasági tájban jelentős időszakos vizes élőhelyek alakulnak ki, amelyek a mediterrán időszakos tavacskákhoz hasonló természetvédelmi értéket és fajgazdagságot képviselnek. A mediterrán és a kontinentális időszakos tavacskák között tapasztalt hasonlóság miatt javasoljuk a "kontinentális időszakos tavacskák" (continental temporary pool, CTP) kifejezés bevezetését a hasonló élőhelytípusok

leírására. A ritka és veszélyeztetett (IUCN, Berni Konvencióban és a nemzeti vörös listákon szereplő) fajok jelentős száma arra utal, hogy az élőhelytípus valószínűleg jelentősen hozzájárul a Pannon biogeográfiai régió gamma diverzitásához. Ezeknek az élőhelyeknek magas alfa és béta diverzitása arra utal, hogy jelentősen különbözik egymástól a fajösszetételük. Mindennek nagy jelentősége van természetvédelmi szempontból. Eredményeink alapján néhány gyakorlati következtetés is levonható:

- A szántóföldeken kialakuló időszakos vizes élőhelyek természetvédelmi szempontból legmegfelelőbb kezelése a hagyományos (pesticidek és műtrágya nélküli) gazdálkodás fenntartása és hidrológiai viszonyaik érintetlenül hagyása (tehát ne vezessék el a vizet a belvizes években).
- Bár a vizsgált élőhelyek a hajtásos növények alapján jelentős természetvédelmi értéket képviselnek, alig ismertek más élőlény csoportok szempontjából. Ezért a szélesebb körű, más csoportokra (például macrozoobenthon) is kiterjedő kutatásuk ajánlott, hogy természetvédelmi értékük átfogóan értékelhető legyen.
- Az időszakos tavacskákat gyakran figyelmen kívül hagyják a biodiverzitás monitorozás során. A mezőgazdasági területeken kialakuló időszakos vizes élőhelyekre nemzetközi, nemzeti és helyi szinten kell kidolgozni megőrzési stratégiákat, amelyek célja, hogy megvédjék ezeknek az élőhelyeknek édesvízi fajait és közösségeit.

13 Összegzés

Értekezésemben két olyan növénycsaláddal foglalkoztam, amelyek egyaránt bővelkednek ritka és természetvédelmi szempontból értékes fajokban, és amelyek életmódja és kutatottságának mértéke viszont jelentősen eltér egymástól. Ökológiai és rendszertani kérdésekre kerestem választ herbáriumi adatsorok és terepen gyűjtött vagy laboratóriumban generált adatok elemzése révén.

13. 1. Orchideákkal kapcsolatos eredmények

1. A nukleáris riboszomális DNS ITS szakaszának klónozásával és szekvenálásával igazoltuk az *Ophrys holubyana* hibridogén eredetét (GULYÁS *et al.* 2005). A feltételezett hibridból és a szülőfajokból összesen 8 haplotípust azonosítottunk, amelyek 6 bázispár esetében mutatnak eltéréseket. Paralóg szekvenciákat nemcsak az összes vizsgált *O. holubyana* populációból mutattunk ki, hanem a feltételezett szülőfajok 2 állományából is. Mindez arra utal, hogy nemcsak az *O. holubyana* hibrid eredetű, hanem az alaktanilag a szülőfajokként azonosított taxonok is hibridogének vagy introgressáltak. Eredményeink alapján az nrITS régió alkalmas a növényi taxonómiai és filogeográfiai kutatásokban a hibrid zónák detektálására.

2. Az európai szinten a veszélyeztetett fajok között számon tartott *Ophrys kotschyi* molekuláris filogenetikai vizsgálata során, az nrITS és kloroplasztis Rrn5-TrnR intronjának (cpIGS) szekvenálása révén (SRAMKÓ *et al.* 2011b) megállapítottuk, hogy az *O. kotschyi* Ciprus szigetének bennszülöttje. Egyes égei-tengeri szigeteken élő, hasonló taxonok (*O. cretica*, *O. ariadnae*) eltérő eredetűek. Eredményeink megerősítik azt a nézetet, hogy közös pollinátor által irányított konvergens evolúció felelős az eltérő származású taxonok látszólagos morfológiai hasonlóságáért.

3. Kimutattuk a mediterrán *Ophrys bertolonii* Moretti előfordulását Magyarországon (MOLNÁR V. *et al.* 2011). A faj legközelebbi ismert állományai az Adriai-tenger partvidékén (mintegy 450 km távolságban) találhatóak. E növény hazai megtelepedése hosszú távú terjedési eseményként ('long distance dispersal event')

értékelhető, amely jól illeszkedik az mediterrán-szubmediterrán orchideafajok Európában tapasztalható északi irányú terjeszkedésének tendenciájába, amelynek fő mozgatórugója az éghajlatváltozás lehet.

4. Létrehoztuk a Magyarországi Orchideák Herbáriumi Adatbázisát (MOLNÁR V. *et al.* 2012a), amely az összes (18) hazai nyilvános gyűjteményben található 55 faj 7658 példányának, 449 gyűjtőtől származó adatát tartalmazza. Bemutattuk az adatbázis létrehozásának módszertanát. Az adatbázis számos különböző célra használható, például alkalmas a kutatás idő- és térbeli intenzitásának változásának nyomonkövetésére, a fajok azonosítási bizonytalanságának becslésére, a taxonok hazai visszaszorulásának, tengerszint feletti magassági elterjedésének, virágzásfenológiai jellemzőinek vagy reprodukzív sikerének számszerűsítésére.

5. Vizsgáltuk a hazai orchideák virágzási dátumainak klímaváltozás által indukált megváltozásának és az életmenet jellemzők közötti kapcsolatot (MOLNÁR V. *et al.* 2012b). Megállapítottuk, hogy:

i. A magyarországi orchideák többségének virágzási dátuma korábbra tevődött a vizsgált időszakban.

ii. A megporzási mód és az élettartam a legfontosabb előrejelzői a klímaválasznak, függetlenül a fenológiai változás mérésének módszerétől. Emellett, a virágzási idő és az elterjedési típus járulékos prediktoroknak tekinthetők, előbbi az időbeli trend, utóbbi a virágzási idő megváltozása tekintetében.

iii. A taxonok filogenetikai helyzete minden modell esetében csekély befolyással volt az időbeli trend és a virágzási idő megváltozása tekintetében.

Az önmegporzó fajok - amelyek függetlenek a megporzó rovaroktól - virágzási ideje tolódott előre a legjelentősebb mértékben, míg a rovarmegporzású kosborfélék klímaválaszának mértéke az entomophilia módjától jelentős mértékben függ. A megporzókat megtévesztő fajok csaknem olyan mértékű fenológiai előretolódást mutatnak, mint az önmegporzók, ugyanakkor a nektártermelők nem reagáltak a növekvő tavaszi hőmérsékletre. A nektárral jutalmazó fajok a megporzókkal való kiterjedt interakciók (HEGLAND *et al.* 2009) miatt kevésbé tudnak reagálni a klímaváltozásra.

Másrészt, a megtévesztő fajok intenzíven versengenek a naív megporzókért (SCHIELSTL 2005), ezért ezek várhatóan nagyon érzékenyek a környezet változásaira, hogy sikeresen legyenek képesek szinkronizálni a virágzást az első megporzók megjelenéséhez, azokban az években is, amikor nagyon korán tavaszodik. Ennek eredményeként e fajok könnyebben követhetik az éghajlatváltozást, mint a nektárral jutalmazók. Mindazonáltal további vizsgálatokra van szükség, hogy a megporzás módok szerepe tisztázódjon a fenológiai válaszokban.

A klímaválasz másik fontos prediktorának az egyedek élettartamát találtuk. Ellentétben előzetes várakozásunkkal, a hosszú életű fajok virágzási ideje nagyobb mértékben tolódott előbbre, mint a rövid élettartamúaké. Ez az eredmény ellentmond a korábbi eredményeknek, miszerint a rövidebb élettartam következtében nőhet a virágzás előretolódását eredményező szelekció (FITTER & FITTER 2002, JUMP & PEÑUELAS 2005). Ennek ellenére különböző elemzéseink egyaránt arra utalnak, hogy a hosszú élettartamú orchideák fenotipikus plaszticitása fontosabb tényező a klímaválasz kialakításában, mint az evolúciós adaptáció. Mindez együtt GIENAPP *et al.* (2007) eredményeivel azt jelezheti, hogy a fenotipikus plaszticitás szerepe az éghajlati válaszok kialakulásában sokkal általánosabb lehet, mint azt korábban feltételezték. Bizonyos értelemben ez nem is meglepő, hiszen a hosszú életű élőlények életük során változatosabb környezeti feltételekkel találkozhatnak, mint a rövid életűek. Emiatt lehetséges, hogy képesek rugalmasabban reagálni a környezeti változásokra. Az európai orchideák epigenetikus változatosságát csak napjainkban kezdték el tanulmányozni és megérteni (PAUN *et al.* 2010, 2011). Mivel az epigenetikus változásnak komoly szerepe lehet a fenotipikus plaszticitás előidézésében, egyúttal döntő szerepet játszhat a változó környezethez történő alkalmazkodásban.

A különböző elemzések során azt találtuk, hogy a filogenetikai rokonság foka nem befolyásolja jelentősen az orchideák klímaválaszát. Ez az eredmény jól összecseng egy korábbi vizsgálattal, amely szerint a vonuló madárfajok tavaszi érkezésének változása nem korrelált azok filogenetikai helyzetével (VÉGVÁRI *et al.* 2010). Az a tény, hogy nem találtunk filogenetikai jelet a klímaválasz változók esetében, azt jelenti, hogy a klimatikus hatások a magyarországi orchideákban fajspecifikus válaszokat indukálnak. Bizonyos életmenet jellemzők (virágzási idő, beporzás mód, élettartam,

lásd 10. táblázat) nem mutattak szignifikáns filogenetikai jelet külön-külön, nem korreláltak egymással. A különböző életmenet jellemzők erős és valószínűleg ellentétes hatása könnyen elhalványítja a fenológiai válaszban a filogenetikai jelet. A filogenetikai inertia teljes hiánya ellentétben áll WILLIS *et al.* (2008) és DAVIS *et al.* (2010) vizsgálataival, akik a klímaváltozás által vezérelt faj-vesztést tanulmányozták egy adott területen. Az ellentmondás oka valószínűleg a vizsgálatok eltérő taxonómiai lefedettségében rejlik: a fent említett munkák a növényfajok széles körét (több család képviselőit) tartalmazták, míg a mi vizsgálatainkban szereplő taxonok egymásnak sokkal közelebbi rokonai (egyetlen család képviselői).

Elemzéseink azt sugallják, hogy a virágzási ideje nem jelentős prediktor az orchideák klímaválaszának kialakításában. Ez különösen azért érdekes, mert más vizsgálatok (CLELAND *et al.* 2007; SPARKS *et al.* 2000) esetében a virágzási időt a fenológiai választ jelentősen befolyásoló tényezőnek találták. Úgy érezzük, hogy ennek az eltérésnek az oka az általunk vizsgált viszonylag kis számú taxon. Nyilvánvaló, hogy e téren is további kutatásokra van szükség.

6. Kimutattuk, hogy a Krím-félszigetről leírt *Himantoglossum caprinum* (M.Bieb.) Spreng. és a Kis-Ázsiából leírt *H. affine* (Boiss.) Schlechter nevek ugyanarra a fajra vonatkoznak és kijelöltük az előbbi lektotípusát (SRAMKÓ *et al.* 2012). Ennek következtében a Közép-Európától a Balkán-félszigeten keresztül Kis-Ázsiáig elterjedt, korábban *Himantoglossum caprinum*-nak nevezett taxon valójában eddig leíratlan faj volt, amelyet *H. jankae* Somlyay, Kreutz & Óvári névvel illettünk (MOLNÁR V. *et al.* 2012c).

13. 2. A látonyafélékkel kapcsolatos eredmények

7. Kijelöltük az *Elatine hungarica* Moesz Kitaibel Pál által gyűjtött, a MTM Növénytárában (BP) található lektotípusát. Kimutattuk, hogy a Kitaibel-példány magjainak görbülete nem különbözik szignifikánsan egy recens *E. hungarica* populációétól, viszont minden más, jelenleg elfogadott négytagú virágokkal rendelkező és átellenes levelű látonyafajéitól (*E. macropoda*, *E. gussonei*, *E. hydropiper*, *E. orthosperma*) igen (MOLNÁR V. *et al.* 2013a).

8. Az *Elatine hungarica* Moesz elterjedését vizsgáltuk a Pannon-medencében irodalmi, herbáriumi adatok és 1998 és 2011 közötti, 160 flóratérképezési négyzetre vonatkozó saját megfigyelések alapján. A legtöbb országban nagyon ritka, veszélyeztetett vagy adathiányos kategóriába sorolt faj ismert előfordulásainak zöme a Pannon-medencén belül Magyarországon található, a faj szórványos előfordulású Romániában, Szerbiában és Szlovákiában (TAKÁCS *et al.* 2013a). Az adatok időbeli eloszlása nagyon egyenetlen, az elmúlt 213 év (1798–2011) során csupán 27 évben észlelték. A jelenlét / hiány adatok vizsgálata alapján szignifikáns összefüggést találtunk a faj adott évi megjelenése és két kulcsfontosságú, de nem független környezeti változó: az éves csapadék mennyisége és a belvízi elöntés maximális kiterjedése között. A intenzívebben dokumentált 1998 és 2010 közötti időszakban az éves észlelések száma szignifikánsan korrelál a belvízi elöntés maximális kiterjedésével, viszont a csapadék éves mennyiségével nem. A faj elterjedése a Pannon-medencében figyelemre méltó földrajzi egyenlőtlenséget mutat, ismert előfordulásainak többsége a Tisza és mellékfolyói környékéről vált ismertté. Bár a megfelelő termőhelyek és viszonylag gyakoriak a Duna mellett is, de az *E. hungarica* ott kifejezetten ritka. Ez az egyenlőtlenség nem újkeletű, mert Kitaibel és Kerner adatai alapján már a folyószabályozásokat megelőzően is fennállt. Mindezek alapján az elterjedés térbeli mintázatában tapasztalt egyenlőtlenség valószínűleg nem terjedési okokkal, hanem ökológiai tényezőkkel (például talaj jellemzőkkel) magyarázható.

9. Összesen 185 (79 irodalmi és 106 recens) vegetációs felvétel elemzése alapján kimutattuk, hogy az *Elatine* fajok jellegzetes élőhelyei, az elsősorban mezőgazdaságilag művelt területeken található kontinentális időszakos tavak hajtásos növényvilága a Pannon-medencében jelentős alfa és béta diverzitással rendelkezik; számos ritka, védett és vörös listás faj számára jelentenek élőhelyet és emiatt jelentős természetvédelmi értékkel rendelkeznek (LUKÁCS *et al.* 2013).

10. Beszámoltunk az igen szűk elterjedésű (korábban csak Lampedusa, Málta és Gozo szigetéről ismert), veszélyeztetett *Elatine gussonei* (Sommier) Brullo *et al.* új előfordulásairól Szicília délkeleti részén (MOLNÁR V. *et al.* 2013a). A szicíliai növényeknek a magvak alaktana alapján történt azonosítását DNS vonalkód technika

is megerősítette. Az nrITS régió direkt szekvenálása alapján az újonnan talált szicíliai növények monofiletikus kládot alkotnak a Málta és Gozo szigetéről származó mintákkal. A filogenetikai fa rekonstrukciós módszer alátámasztja az *E. gussonei* faji szintű elkülönülését az *E. macropoda* Gussone és az *E. hydropiper* L. nevű fajoktól.

* * *

Az értekezés témaválasztása és eredményei a hazai növényteni (szünbiológiai) kutatások számára röviden és általánosságban annyi tanulságul szolgálhatnak, hogy függetlenül az előzetesen vélelmezett kutatótságu mértékétől a hazai élőlénycsopórtok vizsgálata – akár kifejezetten nemzeti prioritásnak tartott ('hungaricum') témák is – a nemzetközi tudományosság érdeklődésére is számot tartó eredményekkel szolgál. Mindez annak fényében is figyelemreméltó, hogy napjaink tudománymetriai elvárásai nem kedveznek olyan, "hagyományos" kutatási területeknek, mint a rendszertan (KRELL 2000, 2002).

14 Köszönetnyilvánítás

Köszönöm az értekezés alapjául szolgáló közleményekben közreműködő szerzőtársaimnak, legelsősorban Sramkó Gábornak, valamint Gulyás Gergelynek, Barta Zoltánnak, Richard M. Bateman-nek, Bratek Zoltánnak, Horváth Orsolyának, Pavol Eliáš-nak, Illyés Zoltánnak, Király Gergelynek, C.A.J. Kreutz-nak, Lukács Balázs Andrásnak, Máté Andrásnak, Óvári Miklósnak, Ranko Perić-nek, Rudnóy Szabolcsnak, Schmotzer Andrásnak, Alexander N. Sennikovnak, Somlyay Lajosnak, Sulyok Józsefnek, Takács Attilának, Tökölyi Jácintnak, Végvári Zsoltnak, Andriy V. Yena-nak a közös munka során tőlük kapott segítséget.

Hálával tartozom a szakmai együttműködésért további szerzőtársaimnak: Balogh Lajosnak, Barina Zoltánnak, Barthá Lászlónak, Beyer Dánielnek, Bódis Juditnak, Borcsa Botondnak, Csiky Jánosnak, Deli Tamásnak, Demeter Zitának, Dénes Andreának, Farkas Sándornak, Hohmann Juditnak, Jakab Gusztávnak, Lájér Konrádnak, Andrzej Lysko-nak, Kapocsi Juditnak, Máthé Csabának, Matus Gábornak, Mesterházy Attilának, M-Hamvas Mártának, Molnár Csabának, Nagy Jánosnak, Németh Csabának, Pál W. Róbertnek, Pfeiffer Norbertnek, Pifkó Dánielnek, Pinke Gyulának, Pintér Istvánnak, Agnieszka Popiela-nak, Karl Robatsch-nak, Surányi Gyulának, Széll Antalnak, Tóth János Pálnak, Vasas Gábornak, Vidéki Róbertnek, Virók Viktornak, Jaroslav Vlčko-nak, Vojtkó Andrásnak.

A dolgozatban szereplő cikkek írása során sokrétű segítséget kaptunk Bókony Veronikától, Botta-Dukát Zoltántól, Csiky Jánostól, Fenesi Annamáriától, Julie A. Hawkins-tól, Józan Zsolttól, Kézdy Páltól, Kóra Judittól, Könyves Kálmántól, Máthé Csabától, Mészáros Andrástól, Henrik Ærenlund Pedersen-től, Jürgen Reinhardt-tól, Fred Rumsey-től, Ruprecht Esztertől, Simon Páltól, Jana Táborská-tól, Ernst Vittek-től és Wolfgang Wucherpfennig-től.

Köszönöm tanítványaimnak, Sonkoly Juditnak, E. Vojtkó Annának, Lovas-Kiss Ádámnak, Löki Viktornak és Ljubka Tibornak segítségüket.

Köszönöm továbbá a következő intézményeknek, hogy a herbáriumi gyűjteményeikben a 3. és 4. fejezetek létrejöttéhez nélkülözhetetlen munkát lehetővé

tették: Magyar Természettudományi Múzeum Növénytár (Budapest), Debreceni Egyetem (Debrecen), ELTE Füvészkert (Budapest), Szent István Egyetem (Gödöllő), Móra Ferenc Múzeum (Szeged), Savaria Múzeum (Szombathely), PTE Növényrendszertani és Geobotanikai Tanszék (Pécs), Bakonyi Természettudományi Múzeum (Zirc), Mátra Múzeum (Gyöngyös), Corvinus Egyetem (Budapest), Janus Pannonius Múzeum (Pécs), EKF Növénytani Tanszék (Eger), Nyugat-Magyarországi Egyetem (Sopron), Református Kollégium és Gimnázium (Debrecen), Somogy Megyei Múzeumok Igazgatósága (Kaposvár), Kazinczy Ferenc Múzeum (Sátoraljaújhely), Munkácsy Mihály Múzeum (Békéscsaba), Déri Múzeum (Debrecen). A gyűjteményekben való kutatás feltételeit biztosították, valamint a fényképek elkészítésében segítséget nyújtottak: Balogh Lajos, Barina Zoltán, Bauer Norbert, Csiky János, Deli Tamás, Dénes Andrea, Füköh Levente, Galambos István, Gaskó Béla, Hably Lilla, Hegyessy Gábor, Isépy István, Juhász Magdolna, Kapocsi Judit, Kerényi-Nagy Viktor, Lovas Márton, Magos Gábor, Matskási István, Mező Szilveszter, Nagy János, Nagy József, Nagy Levente, Orlóci László, Somlyay Lajos, Tóth Zsuzsanna, Uherkovich Zoltán, Vojtkó András.

Itt is szeretném kifejezni hálámat a magyarországi kosborfélék herbáriumi gyűjtőinek, akik munkája nélkül nem születhetett volna meg jelen értekezés 3. és 4. fejezete. A több mint 400 gyűjtő név szerinti felsorolása a *Magyarország orchideáinak atlasza* című könyv 174–178. oldalain szerepel.

Ezúton is szeretném megköszönni néhai Jakucs Pál szakmai segítségét és atyai barátságát, valamint Nagy Miklós, Felföldy Lajos, Fekete Gábor, Pócs Tamás, Borhidi Attila, Simon Tibor, Podani János, Varga Zoltán, Bartha Dénes, Kevey Balázs és Bagi István munkámhoz nyújtott önzetlen, biztató támogatását. Hálás szívvel emlékszem Csapody István és Priszter Szaniszló kedves és önzetlen segítségére, valamint sajnálatosan korán eltávozott mestereimre, atyai barátaimra, Seregélyes Tiborra, Németh Ferencre, Less Nándorra és Palkó Sándorra.

Köszönöm a Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszéke munkatársainak, különösen Borbély Györgynek, Mészáros Ilonának és Papp Máriának szíves segítségüket.

Hálás vagyok továbbá mindazoknak, akik munkámat az elmúlt két és fél évtizedben a legkülönbözőbb módon támogatták: Ádám Szabolcs, Berecz József, Bodonczai László, Csábi Miklós, Ernst Gügel, Halász Antal, Stefan Hertel, Juhász Magdolna, Kalotás Zsolt, Király Angéla, Kósa Géza, Markovics Tibor, Pavol Mered'a jun., Pavol Mered'a sen., Molnár Attila, Nagy Gábor, Papp László, Pelles Gábor, Penksza Károly, Riezing Norbert, S. Csomós Ágnes, Walter Timpe, Tóth István Zsolt, Tóth László, Wilfried Voigt.

Az értekezésben szereplő kutatásokat a Magyar Tudományos Akadémia Bolyai János Kutatási Ösztöndíja (2001–2004 és 2008–2011), valamint a *'Magyarország természetes növényzeti örökségének felmérése és összehasonlító értékelése'* (NKFP 3B 050/2002., 2002–2005), a Felsőoktatási Kutatási-Fejlesztési Pályázat (FKFP 0114/2001., 2001–2003), az Országos Tudományos Kutatási Alapprogram (OTKA K69224, 2007–2009, OTKA K108992, 2014–2017), a TÁMOP (4.2.2/B-10/1-2010-0024) pályázatait támogatták. Az értekezés elkészültét a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 azonosító számú Nemzeti Kiválóság Program – Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése konvergencia program Szentágothai János Ösztöndíja tette lehetővé. A kiemelt projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg. A támogatásokért ezúton is szeretném kifejezni köszönetemet.

Szeretném megköszönni Magos Gábor, Raksányi Zsolt, Simán László, Ujhelyi Péter barátaim segítségét, valamint családom támogatását.

15 Irodalomjegyzék

- AHAS, R., AASA, A., MENZEL, A., FEDOTOVA, V.G. & SCHEIFINGER, H. (2002): Changes in European spring phenology. – *International Journal of Climatology* **22**: 1727-1738.
- ALBRECHT, H. (1999): Vergesellschaftung, Standorteigenschaften und Populationsökologie von Arten der Klasse Isoëto-Nanojuncetea auf Ackerflächen. – *Mitteilungen des badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz* **17**: 403-417.
- ÁLVAREZ, I. & WENDEL, J. F. (2003): Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **29**: 417-434.
- ANDERSON, E. (1953): Introgressive hybridization. – *Biological Reviews* **28**: 280-307.
- ANDERSON, S.H., KELLY, D., LADLEY, J.J., MOLLOY, S. & TERRY, J. (2011): Cascading effects of bird functional extinction reduce pollination and plant density. – *Science* **331**: 1068-1071.
- ANDRASOVSKY, J. (1917): Magyarország Orchidea-flórájához. – *Magyar Botanikai Lapok* **16**: 110-112.
- ARAÚJO, M.B. & LUOTO, M. (2007): The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. – *Global Ecology and Biogeography* **16**: 743-753.
- ASKEYEV, O.V., SPARKS, T.H., ASKEYEV, I.V., TISHIN, D.V. & TRYJANOWSKI, P. (2010): East versus West: contrasts in phenological patterns? – *Global Ecology and Biogeography* **19**: 783-793.
- AVISE, J. C. (2004): *Molecular markers, natural history, and evolution*. – Sinauer Associates Publisher, Sunderland.
- BAGELLA, S., CARIA, M.C., FARRIS, E. & FILIGHEDDU, R. (2009): Spatial-time variability and conservation relevance of plant communities in Mediterranean temporary wet habitats: A case study in Sardinia (Italy). – *Plant Biosystems* **143**: 435-442.
- BAGELLA, S., CARIA, M.C. & ZUCCARELLO, V. (2012): Patterns of emblematic habitat types in Mediterranean temporary wetlands. – *Comptes Rendus Biologies* **333**: 694-700.
- BAGELLA, S. & CARIA, M.C. (2012): Diversity and ecological characteristics of vascular flora in Mediterranean temporary pools. – *Comptes Rendus Biologies* **335**: 69-76.
- BAGI, I. (1998): *A zárvatermő növények rendszerének kompendiuma*. – JATE Press, Szeged.
- BAILEY, D.C., CARR, T.G., HARRIS, S.A., & HUGHES, C.E. (2003): Characterization of angiosperm nrDNA polymorphism, paralogy, and pseudogenes. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **29**: 435-455.
- BAKER, H.G. (1974): The evolution of weeds. – *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**: 1-24.
- BAKKER, J. P., POSCHLOD, P., STRYKSTRA, R. J., BEKKER, R. M. & THOMPSON, K. (1996): Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. – *Acta Botanica Neerlandica* **45**: 461-491.
- BALAYER, M. (1984): *Les orchidées de la partie orientale des Pyrénées françaises. Etude biosystématique réactualisation du catalogue*. – Ph.D. dissertation, Faculté des Sciences de Perpignan.
- BALDWIN, B.G., SANDERSON, M.J., PORTER, J.M., WOJCIECHOWSKI, M.F., CAMPBELL, C.S. & DONOGHUE, M.J. (1995): The ITS region of nuclear ribosomal DNA: A valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. – *Annals of Missouri Botanical Garden* **82**: 247-277.
- BAMBARADENIYA, C.N.B., EDIRISINGHE, J.P., DE SILVA, D.N., GUNATILLEKE, C.V.S., RANAWANA, K.B. & WIJEKOON, S. (2004): Biodiversity associated with an irrigated rice agro-ecosystem in Sri Lanka. – *Biodiversity and Conservation* **13**: 1715-1753.

- BARNA Zs. (2006): Tauscher Gyula Ágoston – egy alig ismert botanikus emlékezete. – *Botanikai Közlemények* **93**: 17–25.
- BARTOMEUS, I., ASCHER, J.A., WAGNER, D., DANFORTH, B.N., COLLA, S. KORNBLUTH, S. & WINFREE, R. (2011): Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **108**: 20645–20649.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., PRESTON, J., LOU, Y.B., PRIDGEON, A.M. & CHASE, M.W. (2003): Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). – *Botanical Journal of the Linnean Society* **142**: 1–40.
- BATEMAN, R.M., HOLLINGSWORTH, P.M., SQUIRRELL, J. & HOLLINGSWORTH, M.L. (2005): Tribe Neottieae. Phylogenetics. *Genera Orchidacearum, Volume 4. Epidendroideae (part one)*: (eds A.M. PRIDGEON, P.J. CRIBB, M.W. CHASE & F.N. RASMUSSEN), pp. 487–495. – Oxford University Press, Oxford.
- BATEMAN, R.M., SMITH, R.J. & FAY, M.F. (2008): Morphometric and population genetic analyses elucidate the origin, evolutionary significance and conservation implications of *Orchis* × *angusticruris* (*O. purpurea* × *O. simia*), a hybrid orchid new to Britain. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **157**: 687–711.
- BAUMANN H. (1978): *Himantoglossum adriaticum* spec. nov. – eine bislang übersehene Riemenzunge aus dem zentralen nördlichen Mittelmeergebiet. – *Die Orchidee* **29**: 165–172.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1982): *Die wildwachsenden Orchideen Europas*. – Franck'sche Verlagshandlung. Kosmos Naturführer. Stuttgart. 432 pp.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1986): Die Gattung *Ophrys* L. – eine taxonomische Übersicht. – *Mitteilungsblatt Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg* **18**: 306–688.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1994): *Ophrys kotschyi* H. Fleischm. & Soó–eine gefährdete und endemische Orchidee von Zypern. – *Journal Europäischer Orchideen* **26**: 317–364.
- BAUMANN, H., KÜNKELE, S. & LORENZ, R. (2006): *Orchideen Europas mit angrenzenden Gebieten*. – Eugen Ulmer, Stuttgart, 336 pp.
- BAUMANN, K. & TÄUBER, T., (1999): Kleinseggenriede und Zwergbinsen-Gesellschaften der Stauteiche des Westharzes–Ökologische Bedingungen und Schutzkonzepte. – *Hercynia* **32**: 127–147.
- BECK, G. (1887): Flora von Südbosnien und der angrenzenden Hercegovina (II. Theil). – *Annalen des K. K. Naturhistorischen Hofmuseums* **2**: 35–76.
- BEHNKE, A., FRIEDL, T., CHEPURNOV, V.A. & MANN, D.G. (2004): Reproductive compatibility and rDNA sequence analyses in the *Sellaphora pupula* species complex (Bacillariophyta). – *Journal of Phycology* **40**: 193–208.
- BERNARDOS, S. & AMICH, F. (2002): Karyological, taxonomic and chorological notes on the Orchidaceae of the Central-Western Iberian Peninsula. – *Belgian Journal of Botany* **135**: 76– 87.
- BERNARDOS, S., AMICH, F. & GALLEGO, F. (2003): Karyological and taxonomic notes on *Ophrys* (Orchidoideae, Orchidaceae) from the Iberian Peninsula. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **142**: 395–406.
- BEVILL, R.L. & LOUDA, S.M. (1999): Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. – *Conservation Biology* **13**(3): 493–498.
- BIANCO, P., D'EMERICO S., MEDAGLI, P. & RUGGIERO, L. (1991): Polyploidy and aneuploidy in *Ophrys*, *Orchis* and *Anacamptis* (Orchidaceae). – *Plant Systematics and Evolution* **178**: 235–245.
- BILZ, M., KELLM S. P., MAXTED, N. & LANSDOWN, R. V. (2011): *European Red List of vascular plants*. – Publication Office of the European Union, Luxembourg.

- BISSELS, S., DONATH, T.W., HÖLZEL, N., OTTE, A., (2005): Ephemeral wetland vegetation in irregularly flooded arable fields along the northern Upper Rhine: the importance of persistent seedbanks. – *Phytocoenologia* **35**: 469–488.
- BOISSIER, E. (1884): *Flora Orientalis* 5. – H. Georg, Geneva & Basilea, 868 pp.
- BOJŇANSKÝ, V. & FARGAŠOVÁ, A. (2007): *Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora. The Carpathian Mountains Region*. – Springer, Dordrecht, The Netherlands, 1046 pp.
- BONAN, G.B. (2008): Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. – *Science* **320**: 1444–1449.
- BORBÁS, V. (1872): Pestmegye flórája Sadler (1840) óta és újabb adatok. – *Mathematikai és Természettudományi Közlemények* [1871] **9**: 15–54.
- BORBÁS, V. (1879): *Budapest- és környékének növényzete*. – Magyar Királyi Egyetemi Könyvnyomda, Budapest, 172 pp.
- BORBÁS, V. (1881a): Az alföldi mocsarak egy új növénye. – *Természettudományi Közöny* **13**: 315–316.
- BORBÁS, V. (1881b): *Békésvármegye flórája*. – MTA, Budapest, 105 pp.
- BORHIDI, A., KEVEY, B. & LENDVAI, G. (2012): *Plant communities of Hungary*. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- BOROS, Á. (1927): Az *Elatine hungarica* és az *E. ambigua* újabb hazai termőhelyei. – *Magyar Botanikai Lapok* **25**: 150–153.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1951): *Pflanzensoziologie*. – Springer Verlag, Wien.
- BRINKKEMPER, O., WEEDA, E.J., BOHNCKE, S.J.P. & KUIJPER, W.J. (2008): The past and present occurrence of *Elatine* and implications for palaeoenvironmental reconstructions. – *Vegetation History and Archaeobotany* **17**: 15–24.
- BROCHET, A.-L., GUILLEMAIN, M., FRITZ, H., GAUTHIER-CLERC, M. & GREEN, A. J. (2009): The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. – *Ecography* **32**: 919–928.
- BROCHET, A.-L., GUILLEMAIN, M., FRITZ, H., GAUTHIER-CLERC, M. & GREEN, A. J. (2010): Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. – *Freshwater Biology* **55**: 1262–1273.
- BRULLO, S., LANFRANCO, E., PAVONE, P. & RONSISVALLE, G. (1988): Taxonomical notes on the endemic flora of Malta. *Giornale Botanico Italiano* **122**(Suppl. 1): p 45.
- BUERKLE, C.A., MORRIS, R.J., ASMUSSEN, M.A. & RIESEBERG, L.H. (2000): The likelihood of homoploid hybrid speciation. – *Heredity* **84**: 441–451.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. (2002): *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. – Springer Verlag, New York.
- BUTTLER, K.P. (1996): *Orchideen: Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas*. – Mosaik Verlag, München, 287 pp.
- BÜEL, H. (1978): Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* Mor. – *Die Orchidee* **29**: 106–109.
- CAMPBELL, C.S., WOJCIECHOWSKI, M.F., BALDWIN, B.G., ALICE, L.A. & DONOGHUE, M.J. (1997): Persistent nuclear ribosomal DNA sequence polymorphism in the *Amelanchier* agamic complex (Rosaceae). – *Molecular Biology and Evolution* **14**: 81–90.
- CAREY, P. D. (1999): Changes in the distribution and abundance of *Himantoglossum hircinum* (L.): Sprengel (Orchidaceae): over the last 100 years. – *Watsonia* **22**: 353–364.
- CAREY, P. D., FARRELL, L. & STEWART, N. F. (2002): The sudden increase in the abundance of *Himantoglossum hircinum* in England in the past decade and what has caused it. In:

- KINDLMANN, P. – WILLEMS, J. H. – WHIGHAM, D. F. (eds.): *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. – Backhuys Publisher, Leiden: pp.: 187–208.
- CHANG, E. R., ZOZOYA, E. L., KUJPER, D. P. J. & BAKKER, J. P. (2005): Seed dispersal by small herbivores and tidal water: are they important filters in the assembly of salt-marsh communities? – *Functional Ecology* 19: 665–673.
- CHARALAMBIDOU, I. & SANTAMARÍA, L. (2002): Waterbirds as endozoochorous dispersers of aquatic organisms: a review of experimental evidence. – *Acta Oecologica* 23: 165–176.
- CHARALAMBIDOU, I., SANTAMARÍA, L. & LANGEVOORD, O. (2003): Effect of ingestion by five avian dispersers on the retention time, retrieval and germination of *Ruppia maritima* seeds. – *Functional Ecology* 17: 747–753.
- CHISCANO, P.J.L., OLIVA, D.F. & LLANO, G.J.R. (1990): Nueva variedad de *Ophrys apifera* Huds. – *Studia Botanica Salamanca* 9: 113–117.
- CHUNG, S. M. & STAUB, J. E. (2003): The development and evaluation of consensus chloroplast primer pairs that possess highly variable sequence regions in a diverse array of plant taxa. – *Theoretical and Applied Genetics* 107: 757–767.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (2011): *The flower of the European orchid. Form and function*. – Jean Claessens & Jacques Kleynen, Geuelle.
- CLAUSEN, P., NOLET, B.A., FOX, A.D. & KLAASSEN, M. (2002): Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe – a critical review of possibilities and limitations. – *Acta Oecologica* 23: 191–203.
- CLELAND, E.E., CHUINE, I., MENZEL, A., MOONEY, H.A. & SCHWARTZ, M.D. (2007): Shifting plant phenology in response to global change. – *Trends in Ecology & Evolution* 22: 357–365.
- CLEMENT, M., POSADA, D. & CRANDALL, K. A. (2000): TCS: a computer program to estimate gene genealogies. – *Molecular Ecology* 9: 487–494.
- CLIFFORD H.T. (1959): Seed dispersal by motor vehicles. – *Journal of Ecology* 47: 311–315.
- COGONI, A., SCRUGLI, A. & CORTIS, P. 2009. Bryophyte flora of some temporary pools in Sardinia and Corsica. – *Plant Biosystems* 143(Supplement): 97–103.
- COOK, C.D.K. (1968): *Elatine* L. – In: TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N. A., MOORE, D.M., VALENTINE, D. H., WALTERS S. M. & WEBB D. A. (eds), *Flora Europaea* 2, Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 295–296.
- COZZOLINO, S. & WIDMER, A. (2005): Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? – *Trends in Ecology and Evolution* 20: 487–494.
- CRACKLES, E. (1975): The Monkey Orchid in Yorkshire. – *The Naturalist* 932: 25–26.
- CSAPODY, V. (1953): A rizs gyomnövényei. – *Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici* 4: 35–45.
- CSIKY, J. & JUDIK, B. (1998): Az *Orchis simia* Lam. előfordulása az Északi-középhegységben. – *Kitaibelia* 3(1): 129–130.
- CSIKY, J. & OLÁH, E. (2006): The red list of *Nanocyperion* like species in Dráva Plain (South Hungary). – *Natura Somogyiensis* 9: 5–26.
- CSIKY, J. (2005): Adatok Magyarország flórájához és vegetációjához I. – *Kitaibelia* 10: 138–153.
- DAFNI, A. (1984): Mimicry and deception in pollination. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 15: 259–278.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. (1972): *Orchideen Europas: Ophrys- Hybriden*. – Hallwag, Bern.
- DANESCH, O. & DANESCH, E. (1976): Hybriden und Hybridenschwärme aus *Ophrys argolica* Fleischm. und *Ophrys scolopax* Cav. ssp. *cornuta* (Stev.) E. G. Cam. in Griechenland. pp.: 129–

138. In: SENGHAS K [ed.], *Tagungsbericht der 8. Welt-Orchideen- Konferenz Palmengarten Frankfurt 10–17 April 1975*, Deutsche Orchideen Gesellschaft e. V., Frankfurt am Main.
- DANIHELKA, J., NIKLFELD, H. & ŠÍPOŠOVÁ, H. (2009): *Viola elatior*, *V. pumila* and *V. stagnina* in Austria, Czechia and Slovakia: a story of decline. – *Preslia* **81**: 151–171.
- DARWIN, Ch. (1899): *The various contrivances by which Orchids are fertilised by insects*. – Murray, London. p. 278.
- DARWIN, Ch. (2005): *The Autobiography of Charles Darwin*. – Barnes & Noble Publishing, New York.
- DAVIS, C.C., WILLIS, C.G, PRIMACK, R.B. & MILLER-RUSHING, A.J. (2010): The importance of phylogeny to the study of phenological response to global climate change. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365**: 3201–3213.
- DAVIES, B.R., BIGGS, J., WILLIAMS, P., WHITFIELD, M., NICOLET, P., SEAR, D., BRAY, S. & MAUND, S., (2008): Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. – *Agriculture, Ecosystems & Environment*. **125**: 1–8.
- DEIL, U. (2005): A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands – a global perspective. – *Phytocoenologia* **35**: 533–705.
- DELFORGE, P. (1994): *Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. – Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. (2001): *Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. 2nd ed. Delachaux et Niestlé, Paris.
- DELFORGE, P. (2006): *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East*. – A & C Black, London. 640 pp.
- den HARTOG, C., SEGAL S., (1964): A new classification of water plant communities. – *Acta Botanica Neerlandica* **13**: 367–393.
- DEVEY, D. S., BATEMAN, R. M., FAY, M. F. & HAWKINS, J. A. (2008): Friends or relatives? Phylogenetics and species delimitation in the controversial European orchid genus *Ophrys*. – *Annals of Botany* **101**: 385–402.
- DEVEY, D. S., BATEMAN, R. M., FAY, M. F. & HAWKINS, J. A. (2009): Genetic structure and systematic relationships within the *Ophrys fuciflora* aggregate (Orchidaceae: Orchidinae): high diversity in Kent and a wind-induced discontinuity bisecting the Adriatic. – *Annals of Botany* **104**: 483–495.
- DIAMOND, J. M., ASHMOLE, N. P. & PURVES, P. E. (1989): The present, past and future of human-caused extinctions [and discussion]. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* **325**(1228): 469–477.
- DIHORU, G. & NEGREAN, G. (2009): *Cartea roșie a plantelor vasculare din România* [Red data book of vascular plants of Romania]. – Editura Academiei Române, București. 630 pp.
- DIERSCHEKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- DÍTĚ, D., ELIÁŠ, P. jun., HRIVNÁK, R. & MELEČKOVÁ, Z. (2011): *Beckmannia eruciformis* (L.) Host in Slovakia – distribution, ecology and coenotic affinity. – *Hacquetia* **10**: 171–181.
- DIXON, K.W. (2009): Pollination and restoration. – *Science* **325**: 571–573.
- DOSTÁL J. (1989): *Nová Květena ČSSR 1*. [New Flora of Czechoslovakia 1.] – Academia, Praha.
- DOSTÁL, J. (1991): *Veľký kľúč na určovanie vyšších rastlín I*. [The big key of vascular plants I.] – SPN, Bratislava.
- DOYLE, J.J. & DOYLE, J.L. (1987): A rapid DNA isolation procedure for small amounts of fresh leaf tissue. – *Phytochemical Bulletin* **19**: 11–15.

- DOYLE, J.J. & GAUT, B.S. (2000): Evolution of genes and taxa: a primer. – *Plant Molecular Biology* **42**: 1–23.
- DUBOIS, A. (2003): The relationships between taxonomy and conservation biology in the century of extinctions. – *Comptes Rendus Biologies* **326**: S9–S21.
- DUDGEON, D., ARTHINGTON, A.H., GESSNER, M.O., KAWABATA, Z., KNOWLER, D., LÉVEQUE, C., NAIMAN, R.J., PRIEUR-RICHARD, A.-H., SOTO, D., STIASSNY, M.L.J., SULLIVAN, C.A. (2006): Freshwater biodiversity: importance, status, and conservation challenges. – *Biological Reviews* **81**: 163–182.
- DUMORTIER BC. (1872): Examen critique des Élatinacées. – *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* **11**: 254–274.
- DUNCAN, R.P. & YOUNG, J.R. (2000): Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland, New Zealand. – *Ecology* **81**(11): 3048–3061.
- DUNNE, J.A., HARTE, J. & TAYLOR, K.J. (2003): Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: Integrating experimental and gradient methods. – *Ecological Monographs* **73**: 69–86.
- EEA (2008): Biogeographical regions, Europe. – URL: <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/biogeographical-regions-europe-2008>.
- EEC (1992): Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. – *Official Journal of the European Communities, Series L* **206**: 7–50.
- EHRENDORFER, F. (1980): Hibridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen. In: SENGHAS, K. & SUNDERMANN, H. [eds.], *Probleme der Evolution bei europäischen und mediterranen Orchideen*, 15–34. Orchidee (Hamburg), special issue.
- ELIÁŠ, P. jun., DÍTĚ, D., MELEČKOVÁ, Z. & KIRÁLY, G. (2011): Poznámky k výskytu vybraných zriedkavých druhov poľných depresí na Podunajskej nížine (jz. Slovensko) [Contributions to occurrence of some rare plant species of field depressions in the Podunajská nížina lowland (southwestern Slovakia)]. – *Zprávy Česká botanické společnosti*. **46**: 265–276.
- ELLENBERG, H., (1988): *Vegetation Ecology of Central Europe*. – Cambridge University Press, New York.
- ERŐS, T. (2007): Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. – *Freshwater Biology* **52**: 1400–1415.
- FARKAS S. (ed., 1999): *Magyarország védett növényei*. – Mezőgazda Kiadó, Bp.
- FAIRCHILD, G.W., CRUZ, J., FAULDS, A.M., SHORT, A.E.Z. & MATTA, J.F. (2003): Microhabitat and landscape influences on aquatic beetle assemblages in a cluster of temporary and permanent ponds. – *Journal of the North American Benthological Society* **22**: 224–240.
- FARRELL, L. (1985): *Orchis militaris* L. Biological flora of the British Isles No. 160. – *Journal of Ecology* **73**: 141–153.
- FELFÖLDY, L. (1990): Hínárhatarozó. – KTM & Aqua Kiadó és Nyomda, Budapest, 144 pp.
- FENTON, B., MALLOCH, G. & GERMA, F. (1998): A study of variation in rDNA ITS regions shows that two haplotypes coexist within a single aphid genome. – *Genome* **41**: 337–345.
- FERÁKOVÁ, V., MAGLOCKÝ, Š. & MARHOLD, K. (2001): Červený zoznam papraďorastov a semenných rastlín Slovenska (December 2001). – *Ochrana Prírody* **20**(Suppl.): 44–77.
- FIGUEROLA, J., CHARALAMBIDOU, I., SANTAMARÍA, L. & GREEN, A. J. (2010): Internal dispersal of seeds by waterfowl: effect of seed size on gut passage time and germination patterns. – *Naturwissenschaften* **97**: 555–565.
- FITTER, A.H. & FITTER, R.S.R. (2002): Rapid changes in flowering time in British plants. – *Science* **296**: 1689–1691.

- FORREST, J. & MILLER-RUSHING, A.J. (2010): Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **365**: 3101-3112.
- FRECKLETON, R.P., HARVEY, P.H. & PAGEL, M. (2002): Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. – *American Naturalist* **160**: 712-726.
- GEJDEMAN, T. S. (1986): Opredelitel' vysših rastenij Moldavskoj SSR [Identification key for higher plants of Moldav SSR]. Ed. 3.– Shtiintza, Kisinev.
- GERNANDT, D.S., LISTON, A. & PINERO D. (2001): Variation in the nrDNA ITS of *Pinus* subsection *Cembroides*: Implications for molecular systematic studies of pine species complexes. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **21**: 449-467.
- GIARDINA, G., RAIMONDO, F.M. & SPADARO, V. (2007): A catalogue of plants growing in Sicily. – *Bocconea* **20**: 5-582.
- GIENAPP, P., LEIMU, R. & MERILÄ, J. (2007): Responses to climate change in avian migration time – microevolution versus phenotypic plasticity. – *Climate Research* **35**: 25-35.
- GIORA, M., SCHAFFERS, A., BARCO, G. & FREEHAN, J. (2010): The conservation value of farmland ponds: Predicting water beetle assemblages using vascular plants as a surrogate group. – *Biological Conservation* **143**: 1125-1133.
- GOMBOCZ, E. (1945): *Diaria itinerum Pauli Kitaibelii I-II*. – Verlag des Ungarischen Naturhistorischen Museums, Budapest, 1082 pp.
- GOOD, R. (1936): On the Distribution of the Lizard Orchid (*Himantoglossum hircinum* Koch). – *New Phytologist* **35**(2): 142-170.
- GORSHKOVA, S. G. (1949): *Elatinaceae*. – In: KOMAROV, V. L. (ed.), Flora SSSR [Flora of the U.S.S.R.], XV: 259-271, Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moskva-Leningrad.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R. (1985): Statistische Untersuchungen an *Ophrys bornmuelleri* M. Schulze und *Ophrys kotschyi* H. Felischmann & Soó. – *Mitteilungsblatt Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg* **13**: 446-491.
- GRANT, V. (1971): *Plant speciation*. – Columbia University Press, New York.
- GREEN, A. J., FIGUEROLA, J. & SÁNCHEZ, M. (2002): Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organisms. – *Acta Oecologica* **23**: 177-189.
- GREILHUBER J. & EHRENDORFER, F. (1975): Chromosome number and evolution in *Ophrys* (Orchidaceae). – *Plant Systematics and Evolution* **124**: 125-138.
- GRILLAS, P., GAUTHIER, P., YAVERCOVSKI, N. & PERENNOU, C., (2004): *Mediterranean temporary pools*. Station biologique de la Tour du Valat, Arles.
- GROOMBRIDGE, B. (ed., 1992): *Global Biodiversity: Status of the Earth Living Resources*. – Chapman & Hall, London.
- GULLI, V., TOSI, G., FILIPPI, L. & DEL PRETE, C. (2003): On the pollination of some orchids of the genus *Ophrys* at Mount Argentario (Grosseto, Central-Western Italy). II. *O. bertolonii* Moretti, *O. fuciflora* (F.W. Schmidt): Moench subsp. *fuciflora* and *O. bombyliflora* Link. – *Caesiana* **20**: 35-43.
- GULYÁS, G., SRAMKÓ, G., MOLNÁR V., A., RUDNÓY, S., ILLYÉS, Z., BALÁZS, T. & BRATEK, Z. (2005): Nuclear ribosomal DNA ITS paralogs as evidence of recent interspecific hybridization in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). – *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* **47**: 61-67.
- HAJDÚ, Z. (2006): A szocialista természetátalakítás kérdései Magyarországon, 1948-1956. – In: KISS, A., MEZŐSI, G. & SÜMEGHY, Z. (eds): Táj, környezet és társadalom [Landscape, environment and society], pp. 245-258. – SZTE Éghajlattani és Tájföldrajzi, Természetföldrajzi és Geoinformatikai Tanszék, Szeged.

- HALL, T.A. (1999): BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. – *Nucleic Acids Symposium Series* **41**: 95–98.
- HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica* **4**: 9.
- HARMON, L., WEIR, J., BROCK, C., GLOR, R., CHALLENGER, W. & HUNT, G. (2009). geiger: Analysis of evolutionary diversification. R package version 1.3-1. <http://CRAN.R-project.org/package=geiger>
- HEGI, G. (1927): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band V. 1. Teil. – J.F. Lehmanns Verlag, München, 674 pp.
- HEGLAND, S.J., NIELSEN, A., LÁZARO, A., BJERKNES, A.L. & TOTLAND, Ø. (2009): How does climate warming affect plant–pollinator interactions? – *Ecology Letters* **12**: 184–195.
- HEINRICH, W. & VOELCKEL, H. (2003): Mehr Individuen, mehr Fundorte – Ausbreitung der Bocks-Riemenzunge in Thüringen? – *Journal Europäischen Orchideen* **35**: 307–320.
- HEJNÝ, S. (1960): *Ökologická Charakteristika der Wasser und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebene (Donau- und Theissgebiet)*. – Slov. Akad. Věd, Bratislava.
- HEYWOOD, V.H. & WATSON, R.T. (eds., 1995): *Global Biodiversity Assessment*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- HEYWOOD, V.H., BRUMMIT, R.K., CULHAM, A. & SEBERG, O. (2007): *Flowering plant families of the World*. – Royal Botanic Gardens, Kew, 424 pp.
- HOFFMANN, A.A. & SGRÒ, C.M. (2011): Climate change and evolutionary adaptation. – *Nature* **470**: 479–485.
- HOFFMANN, J., MIRSCHEL, W., CEBULSKY, I., KRETSCHMER, H., (2000): Zur Soziologie und witterungsabhängigen Ausbildung von Zwergbinsen-Gesellschaften auf Ackerböden in Ostbrandenburg. *Verhandlungen des Botanischer Verein der Provinz Brandenburg und Berlin* **133**: 119–144.
- HOHENSEE, C. D. & FREY, W. (2001): Experiments on the epizoochoral dispersal by mallards (*Anas platyrhynchos*). – *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **123**: 209–216.
- HOLMGREN, P. K. & HOLMGREN, N. H. (1998): Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. – New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, URL: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. Hozzáférés 2011 november 15.
- HOLUB, J. (1972): Neue oder wenig bekannte Pflanzen der ungarischen Flora. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestiensis de Rolando Eötvös Nominatae Sectio Biologica* **14**: 91–104.
- HOLUB, J., FERÁKOVÁ, V., GRULICH, V. & PROCHÁZKA, F. (1999): Čierny zoznam kveteny Slovenskej republiky [Black list of flora of the Slovak Republic]. – In: ČEŘOVSKÝ, J., FERÁKOVÁ, V., HOLUB, J., MAGLOCKÝ, Š. & PROCHÁZKA, F. (eds), Červená kniha ochrozených a vzácných druhov rastlín a živočíchov SR a ČR. Vol. 5. Vyššie rastliny [Red data book of Slovak and Czech Republic. Vol. 5. Vascular plants], p. 414–415, Příroda a. s., Bratislava.
- HORVÁTH, F., DOBOLYI, Z.K., MORSCHHAUSER, T., LÓKÖS, L., KARAS, L., SZERDAHELYI, T. (1995): *Flóra Adatbázis 1.2*. – MTA ÖBKI, Vácrátót.
- HULTÉN, E. & FRIES, M. (1986): *Atlas of North European vascular plants north of the tropic of cancer*. – Koeltz, Königstein.
- INTERNICOLA, A.I., BERNASCONI, G. & GIGORD, L.D. (2008) Should food-deceptive species flower before or after rewarding species? An experimental test of pollinator visitation behaviour under contrasting phenologies. – *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 1358–1365.

- INTERNICOLA, A.I. & HARDER, L.D. (2012) Bumble-bee learning selects for both early and long flowering in food-deceptive plants. – *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* **279**: 1538-1543.
- IPCC (2007): *Intergovernmental Panel on Climate Change: Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* – Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- ISAAC, N. J. B., MALLET, J. & MACE, G. M. (2004): Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. – *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 464–469.
- IUCN (2012): The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1.; Available: <http://www.iucnredlist.org> (Hozzáférés: 2012. október 1.)
- JACQUEMYN H., BRYN R., HERMY M. & WILLEMS J. H. (2005): Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. – *Biological Conservation* **121**: 257–263.
- JACQUEMYN, H., WIEGAND, T., VANDEPITTE, K., BRYN, R., ROLDÁN-RUIZ, I. & HONNAY, O. (2009): Multigenerational analysis of spatial structure in the terrestrial, food-deceptive orchid *Orchis mascula*. – *Journal of Ecology* **97**: 206-216.
- JAKAB, G. (2005): Adatok a Dél-Tiszántúl flórájának ismeretéhez II. – *Flóra Pannonica* **3**: 91–119.
- JÁVORKA, S. (1924–1925): *Magyar Flóra (Flora Hungarica) II.* – Studium, Budapest.
- JÁVORKA, S. (1929): Herbarium Kitaibelianum, II. – *Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici* **26**: 97-210.
- JÁVORKA, S. & CSAPODY, V. (1929–1934): *A Magyar flóra képekben.* Iconographia Florae Hungaricae. – Kir. Magyar Természettudományi Társulat & Studium Könyvkiadó Rt., Budapest. 576 pp.
- JÁVORKA, S. & SOÓ, R. 1951. *A magyar növényvilág kézikönyve I-II.* – Akadémiai Kiadó, Budapest, 1120 pp.
- JERSÁKOVÁ, J., JOHNSON, S.D. & KINDLMANN, P. (2006): Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. – *Biological Reviews* **81**: 219-235.
- JÓZAN, ZS. (2001): Somogy megye fullánkos hártványászárnyú (Hymenoptera, Aculeata): faunája. – *Natura Somogyiensis* **1**: 269–293.
- JUHÁSZ-NAGY, P. (1959): A beregi-sík rét-legelőtársulásai. – *Acta Universitatis Debreceniensis* **4**: 195–228.
- JUMP, A.S. & PEÑUELAS, J. (2005): Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. – *Ecology Letters* **8**: 1010-1020.
- KALINKA, A, MISFUD, S., POPIELA, A. & ACHREM, M. (submitted): Chromosome number and distribution of *Elatine gussonei* (Sommier) Brullo (Elatinaceae). – *Acta Botanica Croatica (under review)*
- KANITZ, Á. (1863a): Reliquiae Kitaibelianae partim nunc primum publicatae e manuscriptis Musei Nationalis hungarici, VII-XIX. – *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* **13**: 505-554.
- KANITZ, Á. (1863b): Pauli Kitaibelii Additamenta ad Floram Hungaricam. E manuscriptis 80. I. II. III. IV. Oct. Lat. de plantis Hungariae Mus. Nat. hung. – *Linnaea* **23**: 305-642.
- KAPLAN, Z. (2010): Hybridization of *Potamogeton* species in the Czech Republic: diversity, distribution, temporal trends and habitat preferences. – *Preslia* **82**: 261–287.
- KASAHARA, Y., NISHI, K. & UEGAMA, Y. (1967): Studies on the germination of seeds and their growth in rush (*Juncus bufonius* L. var *decipiens* Buchen.) and weeds, buried for about 50 years. – *Hikobia* **5**: 91–103.

- KELLER, G. & SOÓ, R. (1930–1940): *Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes II.* – Dahlem bei Berlin.
- KERNER, A. (1868): Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens XIII. – *Österreichische Botanische Zeitschrift* **18**: 227–230.
- KERNER, A. (1895): *The natural history of plants. Their forms, growth, reproduction, and distribution.* Vol. II. – Blackie & Son, London.
- KIMURA, M. (1980): A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. – *Journal of Molecular Evolution* **16**: 111–120.
- KIRÁLY, G. (szerk., 2007): *Vörös Lista. A magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai. Red list of the vascular flora of Hungary.* – Saját kiadás, Sopron. 73 pp.
- KIRÁLY, G. (ed.) (2009): *Új magyar fűvészkönyv Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcs.* – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvaló.
- KIRÁLY, G. & ELIÁŠ, P. jun. (2011): Elatinka maďarská (*Elatine hungarica*) na Podunajskej nížine [*Elatine hungarica* in the Danube lowland]. – *Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti* **33**: 33–38.
- KRELL, F.-T. (2000): Impact factors aren't relevant to taxonomy. – *Nature* **405**: 507–508.
- KRELL, F.-T. (2002): Why impact factors don't work for taxonomy. Its long-term relevance, few specialists and lack of core journals put it outside ISI criteria. – *Nature* **415**: 957.
- KREUTZ, C.A.J. (1998): *Die Orchideen der Türkei. Beschreibung, Ökologie, Verbreitung, Gefährdung, Schutz.* – Selbstverlag, Landgraaf, 767 pp.
- KREUTZ, C. A. J. (2004): *The orchids of Cyprus.* – Kreutz Publisher, Landgraaf.
- KRICSFALUSY, V.V., BUDNIKOV, G.B. & MIHALY, A.V. (1999): *Red list of Transcarpathia: threatened plant species and plant communities.* – Uzhgorod State University, Uzhgorod.
- KULL T. & HUTCHINGS M. J. (2006): A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom. – *Biological Conservation* **129**: 31–39.
- KÜMPPEL, H. (1977): Ein Beitrag zur Kenntnis der westkarpatischen *Ophrys fuciflora*. – *Preslia* **49**: 13–21.
- LAWTON, J.H. & MAY, R.M. (1995): *Extinction Rates.* – Oxford University Press, Oxford.
- LENOIR, J., GEGOUT, J.C., MARQUET, P.A., DE RUFFRAY, P. & BRISSE, H. (2008): A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. – *Science* **320**: 1768–1771.
- LEXER C., LAI Z. & RIESEBERG, L.H. (2003): Candidate gene polymorphisms associated with salt tolerance in wild sunflower hybrids: implications for the origin of *Helianthus paradoxus*, a diploid hybrid species. – *New Phytologist* **161**: 225–233.
- LINNAEUS, C. (1751): *Philosophia Botanica.* – Godofr. Kiesewetter, Stockholmiae.
- LINNAEUS, C. (1753): *Species plantarum.* – L. Salvius, Holmiae [Stockholm], 1200 pp.
- LOJACONO, P.M. (1885): Una escursione botanica in Lampedusa. II *Naturalista Siciliano* **4**: 92–96., 105–109., 133–139.
- LÖKÖS, L. (ed.) (2001): *Diaria itinerum Pauli Kitaibelii III. 1805–1817.* – Hungarian Natural History Museum, Budapest, 460 pp.
- LÖVE, A. & KJELLQUIST, E. (1973): Cytotaxonomy of Spanish plants II. Monocotyledons. – *Lagascalia* **3**: 142–182.

- LUKÁCS, B.A., DÉVAL, GY. & TÓTHMÉRÉSZ, B., (2009): Aquatic macrophytes as bioindicators of water chemistry in nutrient rich backwaters along the Upper-Tisza River (in Hungary). *Phytocoenologia* **39**: 287–293.
- LUKÁCS, B.A., DÉVAL, GY. & TÓTHMÉRÉSZ, B., (2011): Small scale macrophyte-environment relationship in an oxbow-lake of the Upper-Tisza valley (Hungary). – *Community Ecology* **12**: 259–263.
- LUKÁCS, B. A., SRAMKÓ, G. & MOLNÁR V., A. (2013): The conservation value of continental temporary pools. – *Biological Conservation* **158**: 393–400.
- MACE, G. M. (2004): The role of taxonomy in species conservation. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* **359**: 711–719.
- MAGYAR KIRÁLYI FÖLDMŰVELÉSÜGYI MINISZTERIUM VÍZÜGYI INTÉZETE (1938): A Kárpát-medence vízborította és árvízjárta területei az ármentesítő és lecsapoló munkálatok megkezdése előtt. – Magyar Királyi Földművelésügyi Minisztérium, Budapest.
- MAGYAR VÍZÜGYI ÉS KÖRNYEZETVÉDELMI KÖZPONTI IGAZGATÓSÁG (2011): Tájékoztató a 2010–2011 évi belvízi helyzetről. – Vízügyi és Környezetvédelmi Központi Igazgatóság, Budapest.
- MARGITTAL, A. (1927): Az Északkeleti Felvidék *Elatine*-fajai. – *Magyar Bot. Lapok* **26**: 15–18.
- MARGITTAL, A. (1939): Megjegyzések a magyar *Elatine*-fajok ismeretéhez. – *Bot. Közlem.* **36**: 296–307.
- MARSCHALL von BIEBERSTEIN, F.A. (1808): *Flora taurico-caucasica* 2. – Typis Academicis, Charkovia [Kharkov], 478 pp.
- MARSCHALL von BIEBERSTEIN, F.A. (1819): *Flora taurico-caucasica* 3. – Typis Academicis, Charkovia [Kharkov], 655 pp.
- MARTÍNS, E.P. & HANSEN T.F. (1997): Phylogenies and the comparative method: A general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. – *American Naturalist* **149**: 646–667.
- MASON, H. L. (1956): New species of *Elatine* in California. – *Madroño* **13**: 239–240.
- MCNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWSKWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOG, J.E., WIERSEMA, J.H. & TURLAND, N.J. (2006): *International code of botanical nomenclature (Vienna Code)*. – A. R. G. Gantner Verlag, Ruggell, 568 pp.
- MENZEL, A., SPARKS, T.H., ESTRELLA, N. & ROY, D.B. (2006): Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change. – *Global Ecology and Biogeography* **15**: 498–504.
- MEYNELL, P.-J. (2005): Use of IUCN Red Listing process as a basis for assessing biodiversity threats and impacts in environmental impact assessment. – *Impact Assessment and Project Appraisal* **23**: 65–72.
- MÉDAIL, F. (2004): Biodiversity and conservation issues. Plant species, in: GRILLAS, P., GAUTHIER, P., YAVERKOVSKI, N., PERENNOU, C. (eds.): *Mediterranean Temporary Pools* 1. – Station biologique de la Tour du Valat, Arles. pp. 18–24.
- MÉSZÁROS A. & SIMON P. (2005): Adatok Veszprém megye flórájához I. – *Kitaibelia* **14**: 69–85.
- MIFSUD, S. (2006): A comparative study between *Elatine gussonei* (from Malta) and *Elatine macropoda* (from Majorca). Aquatic Gardeners [Serial online]; http://www.aquatic-gardeners.org/elatine/Comparitive_study.pdf (Hozzáférés: 2011. november 23.)
- MILLER-RUSHING, A.J. & PRIMACK, R.B. (2008): Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. – *Ecology* **89**: 332–341.

- MILLER-RUSHING, A.J., INOUE, D.W., & PRIMACK, R.B. (2008): How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling frequency. – *Journal of Ecology* **96**: 1289-1296.
- MILLER-RUSHING, A.J., PRIMACK, R.B., PRIMACK, D. & MUKUNDA, S. (2006): Photographs and herbarium specimens as tools to document phenological changes in response to global warming. – *American Journal of Botany* **93**: 1667-1674.
- MOESZ, G. 1908. Magyarország *Elatine*-i. Die Elatinen Ungarns. – *Magyar Botanikai Lapok* **7**: 2-35.
- MOLNÁR, Cs. – BAROS, Z. – PINTÉR, I. – TÜRKE, I. J. – MOLNÁR V., A. – SRAMKÓ G. (2008): Remote, Inland Occurrence of the Oceanic *Anogramma leptophylla* (L.): Link (Pteridaceae: Taenitidoideae): in Hungary. – *American Fern Journal* **98**(3): 128-138.
- MOLNÁR V., A. (2009): *Elatinaceae*. p. 292. In: KIRÁLY G. (ed.): *Új magyar fűvészkönyv, Magyarország hajtásos növényei*. – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvaló.
- MOLNÁR V., A. & GULYÁS, G. (2001): Adatok hazai *Nanocyperion*-fajok ismeretéhez VII. – *Kitaibelia* **6**: 169-198.
- MOLNÁR V., A. & GULYÁS G. (2005): Zur Kenntnis der *Ophrys holubyana* Andrasovszky 1917. – *Journal Europäischer Orchideen* **37**: 625-638.
- MOLNÁR V., A. & PFEIFFER, N. (1999): Adatok hazai *Nanocyperion*-fajok ismeretéhez II. Iszap-növényzet-kutatás az ár- és belvizek évében Magyarországon. – *Kitaibelia* **4**: 395-432.
- MOLNÁR [V.], A. & ROBATSCH K. (1997) *Epipactis tallosii* A. Molnar et K. Robatsch spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. – *Journal Europäischer Orchideen* (1996) **28**: 787-794.
- MOLNÁR V., A., MOLNÁR, A. & VIDÉKI, R. (1998): Flóránk üstököse, a magyar látonya.– *Élet és Tudomány* **53**: 1391-1393.
- MOLNÁR V., A., MOLNÁR, A., VIDÉKI, R. & PFEIFFER, N. (1999): Adatok hazai *Nanocyperion*-fajok ismeretéhez I. *Elatine hungarica* Moesz. – *Kitaibelia* **4**: 83-94.
- MOLNÁR V., A., MÁTÉ, A. & SRAMKÓ, G. (2011): An unexpected new record of the Mediterranean orchid, *Ophrys bertolonii* (Orchidaceae) in Central Europe. – *Biologia* **66**: 778-782.
- MOLNÁR V., A., TAKÁCS A., HORVÁTH O., E. VOJTKÓ A., KIRÁLY G., SONKOLY J. & SRAMKÓ G. (2012a): Herbarium Database of Hungarian Orchids I. Methodology, dataset, historical aspects and taxa. – *Biologia* **67**: 79-86.
- MOLNÁR V., A., TÖKÖLYI J., VÉGVÁRI ZS., SRAMKÓ G., SÜLYÖK J. & BARTA Z. (2012b): Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe. – *Journal of Ecology* **100**: 1141-1152.
- MOLNÁR V., A., KREUTZ, C. A. J., ÓVÁRI M., SENNIKOV, A. N., BATEMAN, R. M., TAKÁCS A., SOMLYAY L. & SRAMKÓ, G. (2012c): *Himantoglossum jankae* (Orchidaceae: Orchideae), a new name for a long-misnamed lizard orchid. – *Phytotaxa* **73**: 8-12.
- MOLNÁR V., A., HORVÁTH, O., TÖKÖLYI, J., SOMLYAY, L. (2013a): Typification and seed morphology of *Elatine hungarica* Moesz (*Elatinaceae*). – *Biologia* **68**: 210-214
- MOLNÁR V. A., POPIELA A., LUKÁCS B.A. (2013b): *Elatine gussonei* (Sommier) Brullo et al. (*Elatinaceae*) in Sicily. – *Plant Biosystems* DOI:10.1080/11263504.2013.788099
- MORAN, P.A.P. (1950): Notes on continuous stochastic phenomenon. *Biometrika* **37**: 17-23.
- MORETTI, G.L. (1823): *De quibusdam plantis Italiae*. Decas 6. – Paviae.
- MOSYAKIN, I. (2009): *Ruslica uhorska. Elatine hungarica* Moesz. – In: DIDUKH, Y. P. (ed.), *Chervona kniga Ukraini [Red Data Book of Ukraine.]* Globalkonsulting, Kiev.

- MOSYAKIN, S. L. & FEDORONCHUK, M. M. (1999): *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. – Kholodny Institute of Botany, Natinal Acadademy of Sciences, Ukraine, Kiev.
- MUELLER, M. H. & VAN DER VALK, A. G. (2002): The potential role of ducks in wetland seed dispersal. – *Wetlands* **22**: 170–178.
- NEI, M. & KUMAR, S. (2000): *Molecular evolution and phylogenetics*. – Oxford University Press, New York.
- NEILAND, M.R.M. & WILCOCK, C.C. (1999): Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. – *American Journal of Botany* **85**: 1657–1671.
- NELSON, E. (1962): *Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orcidaceen Europas und der Mittelmeerländer insbesondere der Gattung Ophrys – mit einer Monographie und Ikonographie der Gattung Ophrys*. – Fischer Verlag, Chernex- Montreux.
- NEVSKI, S.A. (1935): Orchidaceae Lindl. In: KOMAROV, V.L. (ed.) *Flora of the USSR* 4. – Academy of Sciences of the USSR, Leningrad, pp. 589–730.
- NÉMETH F. & SEREGÉLYES T. (1982): *Ne bántsd a virágot*. – OKTH, Budapest.
- NIKLFIELD, H. (1971): Bericht über die Kartierung der Flora Mitteleuropas. – *Taxon* **20**: 545–571.
- NILSSON, A.N. & SVENSSON, B.W., (1995): Assemblages of dytiscid predators and culicid prey in relation of environmental factors in natural and clear-cut boreal swamp forest pools. – *Hydrobiologia* **308**: 183–196.
- NOVÁK, F. A. (1954): Přehled československé květeny z hlediska ochrany přírody a krajiny. [Conservation biological overview of the Czechoslovak flora]. – In: VESELÝ, J. (ed.). *Ochrana československé přírody a krajiny*. 2. [Nature and landscape protection in Chechoslovakia.]. p. 193–409.
- OERTLI, B., BIGGS, J., CÉRÉGHINO, R., GRILLAS, P., JOLY, P. & LACHAVANNE, J.-B., (2005): Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. – *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **15**: 535–540.
- OPREA, A. (2005): Lista critică a plantelor vasculare din România. [Critical list of vascular plants of Romania.]. – Editura Iniversității „A. I. Cuza”, Iași.
- ORME, D., FRECKLETON, R., THOMAS, G., PETZOLDT, T. & FRITZ, F. (2009): CAIC: Comparative Analyses using Independent Contrasts. <http://R-Forge.R-project.org/projects/caic/>
- PAGEL, M. (1997): Inferring evolutionary processes from phylogenies. – *Zoologica Scripta* **26**: 331–348.
- PAGEL, M. (1999): The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. – *Systematic Biology* **48**: 612–622.
- PÁL, R., PINKE, GY., OLÁH, E., CSIKY, J. & KOLTAL, P. (2006). Untersuchung der Unkrautvegetation auf überstauten Ackerflächen in Süd-West Ungarn. – *Journal of Plant Diseases and Protection*. Spec. Issue **20**: 567–576.
- PÁLFAI, I. (2003): Magyarország belvív-veszélyeztetettségi térképe. – *Vízügyi Közlemények* **85**: 510–521.
- PÁLFAI, I. (2011): A 2010. évi belvív hidrológiai értékelése. – *Klíma 21 Füzetek* **61**: 43–51.
- PANKHURST, R.J. & MATTHEWS, G.A. (1977): *Ophrys bertolonii* Moretti in Britain. *Watsonia* **11**: 430.
- PARADIS, E., CLAUDE, J. & STRIMMER, K. (2004): APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. – *Bioinformatics* **20**: 289–290.
- PARMESAN, C. (2006): Ecological and evolutionary responses to recent climate change. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**: 637–669.
- PARMESAN, C. & YOHE, G. (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. – *Nature* **421**: 37–42.

- PAULUS, H. F. (2006): Deceived males–Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). – *Journal Europäischer Orchideen* **38**: 303–353.
- PAULUS, H.F. & GACK, C. (1986): Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys*. Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. – *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **39**: 48–86.
- PAULUS, H. F. & GACK, C. (1990a): Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). – *Israel Journal of Botany* **39**: 43–79.
- PAULUS, H. F. & GACK, C. (1990b): Pollination in *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. – *Plant Systematics and Evolution* **169**: 177–207.
- PAUN, O., BATEMAN, R.M., FAY, M.F., HEDRÉN, M., CIVEYLER, L. & CHASE, M.W. (2010): Stable epigenetic effects impact adaptation in allopolyploid orchids (*Dactylorhiza*: Orchidaceae). – *Molecular Biology and Evolution* **27**: 2465–2473.
- PAUN, O., BATEMAN, R.M., FAY, M.F., LUNA, J.A., MOAT, J., HEDRÉN, M. & CHASE, M.W. (2011): Altered gene expression and ecological divergence in sibling allopolyploids of *Dactylorhiza* (Orchidaceae). – *BMC Evolutionary Biology* **11**: 113.
- PEDERSEN, H.Æ. & FAURHOLDT, N. (1997): A critical approach to *Ophrys calypsus* (Orchidaceae) and to the records of *O. holoserica* subsp. *apulica* from Greece. – *Flora Mediterranea* **7**: 153–162.
- PEDERSEN, H. Æ. & FAURHOLDT, N. (2002): *Ophrys* - Versuchsweise Definitionen der Kategorien Art, Unterart und Varietät in der Gattung und einige daraus resultierende taxonomische Änderungen. – *Die Orchidee* **53**: 341–346.
- PEDERSEN, H. Æ. & FAURHOLDT, N. (2007): *Ophrys, the bee orchids of Europe*. – Kew Publisher, Kew.
- PELLEGRINO, G., BELLUSCI, F. & MUSACCHIO, A. (2008): Morphological and molecular investigation of the parentage of *Ophrys* x *circlarium* (*O. lutea* x *O. tarentina*), a new hybrid orchid from Italy. – *Annales Botanici Fennici* **45**: 61–67.
- PELLISSIER, L., VITTOZ, P., INTERNICOLA, A.I. & GIGORD, L.D.B. (2010): Generalized food-deceptive orchid species flower earlier and occur at lower altitudes than rewarding ones. – *Journal of Plant Ecology* **3**: 243–250.
- PIETSCH, W. (1973). Beitrag zur Gliederung der europäischen Zwergbinsengesellschaften (Isoeto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 1943). – *Vegetatio* **28**: 401–438.
- PIGNATTI, S. (1982): Elatinaceae. In: *Flora d'Italia*. Vol. 2. Edagricole, Bologna. pp. 136–137.
- PILLON, Y. & CHASE, M. W. (2007): Taxonomic exaggeration and its effects on orchid conservation. – *Conservation Biology* **21**: 263–265.
- PINHEIRO, J., DOUGLAS, B., SAIKAT, D., DEEPAYAN, S. & R DEVELOPMENT CORE TEAM (2012): NLME: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package Version 3.1-104.
- PINTO-CRUZ, C., MOLINA, J.A., BARBOUR, M., SILVA V. & ESPÍRITO-SANTO, M.D., (2009): Plant communities as a tool in temporary ponds conservation in SW Portugal. – *Hydrobiologia* **634**: 11–24.
- PINTO-CRUZ, C., BARBOSA, A.M., MOLINA, J.A. & ESPÍRITO-SANTO, M.D., (2011): Biotic and abiotic parameters that distinguish types of temporary ponds in a Portuguese Mediterranean ecosystem. – *Ecological Indicators* **11**: 1658–1663.
- PLATAS, G., RUIBAL, C. & COLLADO, J. (2003): Size and sequence heterogeneity in the ITS1 of *Xylaria hypoxylon* isolates. – *Mycological Research* **108**: 71–75.
- PODANI, J. (2003): *A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana*. – ELTE Eötvös Kiadó, Budapest. 296 pp.

- POPIELA, A., (2005): Isoëto-Nanojuncetea species and plant communities in their eastern distribution range (Poland). – *Phytocoenologia* **35**: 283–304.
- POPIELA, A. & ŁYSKO, A. (2010): The distribution of *Elatine macropoda* Guss. (Elatinaceae). – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **79**: 81–86.
- POPIELA, A., ŁYSKO, A., WIECZOREK, A. & NALEPKA, D. (2011): The distribution of *Elatine hexandra* (Lapierre) DC. (Elatinaceae). – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **80**: 27–32.
- POPIELA, A., ŁYSKO, A., WIECZOREK, A. & MOLNÁR V., A. (2012): The distribution of *Elatine hydropiper* L. (Elatinaceae). – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **81**: 137–143.
- POSADA, D. & CRANDALL, K. A. (1998): Modeltest: testing the model of DNA substitution. – *Bioinformatics* **14**: 817–818.
- POSCHLOD, P., (1993): “Underground floristics” – keimfähige Diasporen im Boden als Beitrag zum floristischen Inventar einer Landschaft am Beispiel der Teichbodenflora. – *Natur & Landschaft* **68**: 155–159.
- POSCHLOD, P., BÖHRINGER, J., FENNEL, S., PRUME, C. & TIEKÖTTER, A., (1999): Aspekte der Biologie und Ökologie von Arten der Zwergbinsenfluren. – *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz* **17**: 219–260.
- POST, E.S., PEDERSEN, C., WILMERS, C.C. & FORCHHAMMER, M.C. (2008): Phenological sequences reveal aggregate life-history response to climatic warming. – *Ecology* **89**: 363–370.
- POTUČEK, O. & ČÁČKO, L. (1996): *Všetko o orchideách*. – Vydavateľ'stvo Slovart, Bratislava.
- PRATHER, L.A., ALVAREZ-FUENTES, O., MAYFIELD, M.H. & FERGUSON, C.J. (2004): The decline of plant collecting in the United States: a threat to the infrastructure of biodiversity studies. – *Systematic Botany* **29**: 15–28.
- PRICE, M.W. & WASER, N.M. (1998): Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. – *Ecology* **79**: 1261–1271.
- PRIDGEON, A. M., CRIBB, P. J., CHASE, M. W. & RASMUSSEN, F. N. (2001): *Genera Orchidacearum Volume 2 Orchidoideae (Part 1)*. – Oxford University Press, New York.
- PRIMACK, R.B. & MILLER-RUSHING, A.J. (2009): The role of botanical gardens in climate change research. – *New Phytologist* **182**: 303–313.
- PRIMACK, R.B. & MILLER-RUSHING, A.J. (2011): Broadening the study of phenology and climate change. – *New Phytologist* **191**: 307–309.
- PROCHÁZKA F., JONGEPIEROVÁ-HLOBILOVÁ, I. & POTUČEK, O. (1999): *Ophrys fuciflora* (F. W. Schmidt) Moench. In: ČEROVSKÝ, J., FERÁKOVÁ, V., HOLUB, J., MAGLOCKÝ, Š. & PROCHÁZKA, F. [eds.]: *Červená kniha ohrozených a vzácných druhov rastlín a živočíchov SR a ČR*, vol. 5. p. 259. – *Príroda a. s.*, Bratislava.
- PROCHÁZKA, F. & VELÍSEK, V. (1983): *Orchideje naší přírody*. – Academia, Praha.
- PROKUDIN, J. N. (1987): *Opredelitel' vysših rastenij Ukrainy* [Identification key for higher plants of Ukraine]. – Naukova Dumka, Kiev.
- PYŠEK, P. (2003): How reliable are data on alien species in Flora Europaea? – *Flora* **198**: 499–507.
- QUEIRÓS, M. (1983). Numeros cromossómicos para a flora portuguesa, 64–85. – *Boletim da Sociedade Broteriana, sér. 2* **56**: 79–98.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2010): *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/> (Hozzáférés 2012 július 20.)
- RAFFERTY, N.E. & IVES, A.R. (2011): Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions. – *Ecology Letters* **14**: 69–74.

- RAKSÁNYI, ZS. (2002): *Orchis simia* Lam. a Sümeg-Tapolcai háton. – *Kitaibelia* 7(2): 282.
- RAMBAUT, A. (2012): FigTree. Molecular Evolution, phylogenetics and epidemiology. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (hozzáférés 2012. november 3.)
- RAZAFIMANDIMBISON, S.G., KELLOGG, E.A. & BREMER B. (2004): Recent origin and phylogenetic utility of divergent ITS putative pseudogenes: a case study from *Nauclea* (Rubiaceae). – *Systematic Biology* 53: 177–192.
- RAVEN, P. H. (1987): The scope of the plant conservation problem world-wide. In: BRAMWELL, D., HAMANN, O., HEYWOOD, V. & SYNGE, H. (eds.): *Botanic gardens and the world conservation strategy*. – Academic Press, London. pp. 19–20.
- RHAZI, M., GRILLAS, P., CHARPENTIER, A., MÉEDAIL, F., (2004): Experimental management of Mediterranean temporary pools for conservation of the rare quillwort *Isoetes setacea*. – *Biological Conservation* 118: 675–684.
- RHAZI L, GRILLAS, P., TOURE, A.M., HAM, L.T., (2001): Impact of land use in catchment and human activities on water, sediment and vegetation of Mediterranean temporary pools. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 324: 165–177.
- RIDLEY, H. N. (1930): *The dispersal of plants throughout the world*. – Reeve & Co., Ashford.
- RIESEBERG, L.H. (1991): Homoploid reticulate evolution in *Helianthus*: evidence from ribosomal genes. – *American Journal of Botany* 78: 1218–1237.
- RIESEBERG, L.H. (1997): Hybrid origins of plant species. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 359–389.
- RITLAND, C.E., RITLAND, K. & STRAUS N.A. (1993): Variation in the ribosomal internal transcribed spacers (ITS1 and ITS2) among 8 taxa of the *Mimulus guttatus* species complex. – *Molecular Biology and Evolution* 10: 1273–1288.
- ROBATSCH K. (1990) *Epipactis bugacensis* K. Robatsch, spec. nova. – eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. – *Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen* 7: 12–15.
- ROBATSCH K. (1991) *Epipactis nordeniorum* K. Robatsch, spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus der Steiermark. – *Mitteilungen des Abteilung der Botanik am Landesmuseum Joanneum (Graz)* 20: 31–35.
- ROBATSCH K. (1993) *Epipactis voethii* K. Robatsch, spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Niederösterreich. – *Mitteilungen des Abteilung der Botanik am Landesmuseum Joanneum (Graz)* 21–22: 21–26.
- ROBBIRT K. M., DAVY A.J., HUTCHINGS M. J. & ROBERTS, D. L. (2011). Validation of biological collections as a source of phenological data for use in climate change studies: a case study with the orchid *Ophrys sphegodes*. – *Journal of Ecology* 99: 235–241.
- RODRIGUES, A.S.L., PILGRIM, J.D., LAMOREUX, J.F., HOFFMANN, M., BROOKS, T.M. (2006): The value of the IUCN Red List for conservation. – *Trends in Ecology and Evolution* 21: 71–76.
- RONQUIST, F. & HUELSENBECK, J. P. (2003): MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. – *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- ROOT, T.L., PRICE, J.T., HALL, K.R., SCHNEIDER, S.H., ROSENZWEIG, C. & POUNDS, J.A. (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – *Nature* 421: 57–60.
- SANDERSON, M.J. (2003): r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. – *Bioinformatics* 19: 301–302.
- SCHERMANN, Sz. (1967): *Magismeret* I–II. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 1074 pp.
- SCHIELTL, F. P. (2005): On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. – *Naturwissenschaften* 92: 255–264.
- SCHIELTL, F. P. & AYASSE, M. (2002): Do changes in floral odour cause speciation in sexually deceptive orchids? – *Plant Systematics and Evolution* 234: 111–119.

- SCHIESTL, F. P., AYASSE, M., PAULUS, H. F., LÖFSTEDT, C. H., HANSSON, B. S., IBARRA, F. & FRANCKE, W. (1999): Orchid pollination by sexual swindle. – *Nature* **399**: 421–422.
- SCHLECHTER, R. (1918): Mitteilungen über einige europäische und mediterrane Orchideen I. 1. Die Gattungen *Aceras*, *Himantoglossum* und *Anacamptis*. – *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* **15**: 273–290.
- SCHLECHTER, R. (1927): Monographie der Gattungen und Arten (mit Blütenanalysen). In: KELLER, G. & SCHLECHTER, R., *Monographie und Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes*. I. Band. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, Sonderbeilage A 1, 1925–1928 (10 Lieferungen), 304 pp. + 38 Tafel.
- SCHMALHAUSEN, I.I. (1897): *Flora sredney i yuzhnoy Rossii, Kryma i Severnogo Kavkaza* [Flora of the Middle and Southern Russia, the Crimea and Northern Caucasus] 2. Kushnerev & Co., Kiev, 752 pp.
- SCHRÖTER, D., CRAMER, W., LEEMANS, R., PRENTICE, I.C., ARAÚJO, M.B., ARNELL, N. W., BONDEAU, A., BUGMANN, H., CARTER, T.R., GRACIA, C.A., DE LA VEGA-LEINERT, A.C., ERHARD, M., EWERT, F., GLENDINING, M., HOUSE, J.I., KANKAANPÄÄ, S., KLEIN, R.J.T., LAVOREL, S., LINDNER, M., METZGER, M.J., MEYER, J., MITCHELL, T.D., REGINSTER, I., ROUNSEVELL, M., SABATÉ, S., SITCH, S., SMITH, B., SMITH, J., SMITH, P., SYKES, M.T., THONICKE, K., THUILLER, W., TUCK, G., ZAEHLE, S., ZIERL, B. (2005): Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. – *Science* **310**: 1333–1337.
- SCHWARTZ, M.D., AHAS, R. & AASA, A. (2006): Onset of spring starting earlier across the Northern hemisphere. – *Global Change Biology* **12**: 343–351.
- SEUBERT, M. (1845): *Elatinorum Monographia*. – *Acad. Caes. Leop. Nova Acta* **21**: 33–60. + Tab. II–V.
- SHAPOVAL V. V. (2006): Endemichnij element flori depresij Livoberezhnogo Zlakovogo Stepu [Endemic floral elements of Livoberezhnogo Zlakovogo Step]. – *Chornomorskij Botanicheskij Zhurnal* **2**: 60–78.
- SHERRY, R.A., ZHOU, X.H., GU, S.L., ARNONE, J.A., SCHIMEL, D.S., VERBURG, P.S., WALLACE, L.L. & LUO, Y. (2007): Divergence of reproductive phenology under climate warming. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **104**: 198–202.
- SILVESTRE, S. (1983): Numeros cromosomáticos para la flora española. – *Lagascalia* **12**: 133–135.
- SIMON, T. (1992): *A magyarországi edényes flóra határozója*. – Tankönyvkiadó, Budapest, 649 pp.
- SIMONKAI (SIMKOVICS), L. (1879): Nagyvárad és a Sebes-Körös felsőbb vidéke. – *Mathematicai és Természettudományi Közlemények* **16**: 71–150.
- SOLIVA, M., KOCYAN, A. & WIDMER, A. (2001): Molecular phylogenetics of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequences. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20**: 78–88.
- SOLIVA, M. & WIDMER, A. (2003): Gene flow across species boundaries in sympatric, sexually deceptive *Ophrys* (Orchidaceae) species. – *Evolution* **57**: 2252–2261.
- SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S. & TATE, J.A. (2003): Advances in the study of polyploidy since plant speciation. – *New Phytologist* **161**: 173–191.
- SOMMIER, S. & CARUANA GATTO, A. (1915): *Flora Melitensis Nova*. – Pellas, Firenze. viii + 502 pp.
- SOMMIER, S. (1908): *Le isole Pelagie, Lampedusa, Linosa, Lampione e la loro flora con un elenco completo delle piante di Pantelleria*. – Pellas, Firenze. 345 pp.
- SOÓ, R. (1926): Additamenta orchideologica. – *Notizenblatt der Botanischen Garten und Museum Berlin-Dahlem* **9**: 901–911.
- SOÓ, R. (1948): Tiszántúli flórakutatásaink újabb eredményei. – *Borbásia* **8**: 48–57.

- SOÓ, R. (1959): *Ophrys* Studien. (Geobotanische Monographie der Orchideen der pannonischen und karpatischen Flora III.) – *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **5**: 437–471.
- SOÓ, R. (1968): *A magyar flóra és vegetáció rendszertani és növényföldrajzi kézikönyve III.* – Akadémiai Kiadó, Budapest, 655 pp.
- SOÓ, R. (1973): *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve V.* – Akadémiai Kiadó, Budapest, 722 pp.
- SOÓ, R. (1974): Systematisch-nomenklatorische Bemerkungen zur Flora Mitteleuropas mit Beziehungen zur südosteuropäischen Flora. Nachträge und Verbesserungen. – *Feddes Repertorium* **85**(7-8): 433–453.
- SOULÉ, M.E. (1985): What is Conservation Biology? – *BioScience* **35**(11): 727–734.
- SPARKS, T.H., JEFFREE, E.P. & JEFFREE, C.E. (2000): An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK. – *International Journal of Biometeorology* **44**: 82–87.
- SPRENGEL, K.P. (1826): *Systema vegetabilium* ed. 16, 3. – Dietrich, Göttingen, 936 pp.
- SRAMKÓ G. – GULYÁS G. – MOLNÁR V. A. (2011b): Convergent evolution in *Ophrys kotschyi* (Orchidaceae) revisited: a study using nrITS and cpIGS sequences. – *Annales Botanici Fennici* **48**: 97–106.
- SRAMKÓ, G., MOLNÁR V., A., HAWKINS, J.A. & BATEMAN, R.M. (2011a): Evolution of the Eurasiatic genus *Himantoglossum* (Orchideae, Orchidoideae): an integrative phylogenetic approach In: *Abstracts of the XVIII International Botanical Congress*. Committee of the XVIII IBC 2011, Melbourne, pp. 286–287.
- SRAMKÓ G. – ÓVÁRI M. – YENA A. V. – SENNIKOV A. N. – SOMLYAY L. – BATEMAN R. M. – MOLNÁR V. A. (2012): Unravelling a century of misuse: typification of the name *Himantoglossum caprinum* (Orchidaceae: Orchideae). – *Phytotaxa* **66**: 21–26.
- STACE, C. (2010): *New flora of the British Isles*. 3rd edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- STAMATAKIS, A., HOOVER, P. & ROUGEMONT, J. (2008): A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web Servers. – *Systematic Biology* **57**: 758–771.
- STEBBINS, G.L. & FERLAN, L. (1956): Population variability, hybridization, and introgression in some species of *Ophrys*. – *Evolution* **10**: 32–46.
- STEBBINS, G.L. (1950): *Variation and evolution in plants*. – Columbia University Press, New York.
- SUH, Y.B., THIEN, L.B., REEVE, H.E. & ZIMMER, E.A. (1993): Molecular evolution and phylogenetic implications of internal transcribed spacer sequences of ribosomal DNA in Winteraceae. – *American Journal of Botany* **80**: 1042–1055.
- ŠUMBEROVÁ, K. (2003): Veränderungen in der Teichwirtschaft und ihr Einfluss auf die Vegetation in der Tschechischen Republik. Mit Beispielen von *Isoëto-Nanojuncetea*-, *Littorelletea*-und *Bidentetea*-Arten im Becken von Třeboň (Wittingauer Becken). – *Mitteilungen des badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz* **18**: 7–24.
- ŠUMBEROVÁ, K., LOSOSOVÁ, Z., DUCHÁČEK, M., HORÁKOVÁ, V. & FABŠIČOVÁ, M. (2012): Distribution, habitat ecology, soil seed bank and seed dispersal of threatened *Lindernia procumbens* and alien *Lindernia dubia* (Antirrhinaceae) in the Czech Republic. – *Phyton* **52**: 39–72.
- SUNDERMANN, H. (1975): *Europäische und mediterrane Orchideen*. 1st ed. – Brücke Verlag, Hildesheim.

- SUNDERMANN, H. (1980): *Europäische und mediterrane Orchideen. Eine Bestimmungsflora mit Berücksichtigung der Ökologie*. 3. erw. u. verb. Ausgabe. – Brücke Verlag, Hildesheim. 279 pp.
- SWARTS, N.D. & DIXON, K.W. (2009): Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. – *Annals of Botany* **104**: 543–556.
- SWOFFORD, D.L. (2003): *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- SZLÁVIK, L. (2003): Az ezredforduló árvizeinek és belvizeinek hidrológiai jellemzése. – *Vízügyi Közlemények* **85**: 547–565.
- TAKÁCS, A., LUKÁCS, B. A., SCHMOTZER, A., JAKAB, G., DELI, T., MESTERHÁZY, A., KIRÁLY, G., BALÁZS, B., PERIĆ, R., ELIÁŠ, P. jun., SRAMKÓ, G., TÖKÖLYI, J. & MOLNÁR V., A. (2013a): Key environmental variables affecting the distribution of *Elatine hungarica* in the Pannonian Basin. – *Preslia* **85**(2): 193–207.
- TAKÁCS, A., LACZKÓ, L. & MOLNÁR V., A. (2013b): A herbáriumok „új típusú” felhasználásai. *Botanikai Közlemények* **100**: 217–238.
- TAMURA, K., DUDLEY, J., NEI, M. & KUMAR, S. (2007): MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. – *Molecular Biology and Evolution* **24**: 1596–1599.
- TAUBENHEIM G. (1975) *Epipactis pontica* Taubenheim spec. nov., eine neue Stendelwurz aus Kleinasien. – *Die Orchidee* **26**: 68–74.
- TÄUBER, T. (2000): Phänologische Daten als Hilfsmittel zur syntaxonomischen Differenzierung von Pionierbeständen-dargestellt am Beispiel von Zwergbinsen-Gesellschaften. – *Tuexenia* **20**: 365–374.
- TÄUBER, T. PETERSEN, J., (2000): Isoëto-Nanojuncetea, Zwergbinsen-Gesellschaften. In: DIERSCHKE, H. (eds.): *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Heft 7. – Göttingen.
- ŤAVODA, O. & GOLIAŠOVÁ, K. (2008): *Elatine* L. pp. 68–79. In: Goliašová K. & Šípošová H. (eds), *Flóra Slovenska* Vol. VI/I. – Veda, Bratislava.
- ter BRAAK, C. J. F., ŠMILAUER, P. (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination Version 4.5. – Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- THIERE, G., MILENKOVSKI, S., LINDGREN, P.-E., SAHLÉN, G., BERGLUND, O. & WEISNER, S.E.B., (2009): Wetland creation in agricultural landscapes: biodiversity benefits on local and regional scales. – *Biological Conservation* **142**: 964–973.
- THOMPSON, J.D., HIGGINS, D.G. & GIBSON T.J. (1994): CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. – *Nucleic Acids Research* **22**: 4673–4680.
- TIMÁR, L. (1952): Egyéves növénytársulások a Szeged környéki szikesek iszapján I. – *Annales Biologicae Universitatis Hungariae* **2**: 311–321.
- TIMÁR, L. (1954): Adatok a Tiszántúl (Crisicum) flórájához. – *Annales Biologicae Universitatis Hungariae* **2**: 491–499.
- TIMÁR, L. (1957): Zonációtanulmányok szikes vizek partján. [Tonation-studies on alkali pond sin Hungary.] – *Botanikai Közlemények* **47**: 157–163.
- TIMÁR, L. & UBRIZSY, G. (1957): Die Ackerunkräuter Ungarns mit besonderer Rücksicht auf die chemische Unkautbekämpfung. – *Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae* **7**: 123–155.
- ȚOPA, E. (1955): *Elatinaceae* Lindl. – In: SĂVULESCU T. (ed.), *Flora Republicii Populare Romîne* III. – Editura Academiei Republicii Populare Romîne, București. pp.: 538–545.

- TOŠIĆ, M. (1970): Pirinač [Rice]. – In: JOSIFOVIĆ, M. (ed.), Poljoprivredna enciklopedija [Agricultural encyclopaedia] Vol. 2., Jugoslavenski Leksikografski Zavod, Zagreb. pp.: 506–511.
- UBRIZSY, G. (1948): A rizs hazai gyomnövényzete [La végétation des mauvaises herbes dans les cultures de riz en Hongrie]. – *Acta Agrobotanica Hungarica* **1**: 1–43.
- UBRIZSY, G. (1961): Unkrautvegetation der Reiskulturen in Ungarn. – *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **7**: 175–220.
- UJVAROSI, M. (1937): Hajdúnánás vegetációja és flórája. [Flora and vegetation of Hajdúnánás.] – *Acta Geobotanica Hungarica* **1**: 169–214.
- UNGERER, M.C., BAIRD, S., PAN, J., & RIESEBERG, L.H. (1998): Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **95**: 11757–11762.
- UOTILA, P. (2009a): Lectotypifications in *Elatine* (Elatinaceae) and some taxonomic remarks. – *Annales Botanici Fennici* **46**: 90–94.
- UOTILA, P. (2009b): Elatinaceae. Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <http://www.emplantbase.org/home.html>. (hozzáférés 2011.11.11.)
- UOTILA, P. (2010): Elatinaceae. In: JONSELL, B. & KARLSSON, T. (eds), *Flora Nordica* 6. – The Swedish Museum of Natural History, Stockholm. pp. 62–69.
- VAKHRAMEEVA, M.G. & TATARENKO, I.V. (2008): *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) C. Koch. In: VAKHRAMEEVA, M.G., TATARENKO, I.V., VARLYGINA, T.I., TOROSYAN, G.K. & ZAGULSKI, M.N. (eds.) *Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR)*. – A.R.G. Gantner Verlag, Ruggell, pp. 274–276.
- VALLIUS, E. (2000): Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata*. (Orchidaceae). – *Functional Ecology* **14**: 573–579.
- van der CINGEL, N.A. (1995): *An atlas of orchid pollination. European orchids*. – A. A. Balkema, Rotterdam.
- VEECH, J. A., SUMMERVILLE, K. S., CRIST, T. O. & GERING, J. C. (2002): The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. – *Oikos* **99**: 3–9.
- VÉGVÁRI, Z., BÓKONY, V., BARTA, Z. & KOVÁCS, G. (2010): Life-history predicts advancement of avian spring migration in response to climate change. – *Global Change Biology* **16**: 1–11.
- VERECKEN, N. J. & PATINY, S. (2005): On the pollination of *Ophrys catalaunica* O. Danesch & E. Danesch by pseudocopulating males of *Chalicodoma pyrenaica* (Lepeletier): (Hymenoptera, Megachilidae). – *Natural. belges* **86** (Orchid. 18): 57–64.
- VIVIAN-SMITH, G. & STILES, E. W. (1994): Dispersal of salt marsh seeds in the feet and feathers of waterfowl. – *Wetlands* **14**: 316–319.
- VÍZÜGYI ÉS KÖRNYEZETVÉDELMI KÖZPONTI IGAZGATÓSÁG (2011): *Tájékoztató a 2010–2011 évi belvízi helyzetről*. – Vízügyi és Környezetvédelmi Központi Igazgatóság, Budapest.
- VLČKO, J., DÍTE, D. & KOLNÍK, M. (2003). *Vstavacovitě Slovenska. Orchids of Slovakia*. – ZO SZOPK Orchidea, Zvolen.
- VÖGTLIN J. (2008): *Himantoglossum robertianum* (Loisel.): Delforge am Isteiner Klotz. – *Berichte der Botanischen Arbeitsgemeinschaft Südwestdeutschland* **5**: 128–130.
- VÖTH, W. & EHRENDORFER, F. (1976): Biometrischer Untersuchungen an Populationen von *Ophrys cornuta*, *O. holoserica* und ihren Hybriden (Orchidaceae). – *Plant Systematics and Evolution* **124**: 279–290.
- WALTHER, G.R. (2004): Plants in a warmer world. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution, and Systematics* **6**: 169–185.

- WALTHER, G.R. (2010): Community and ecosystem responses to recent climate change. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **365**: 2019-2024.
- WALTHER, G-R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T.J.C., FROMENTIN, J-M., HOEGH-GULDBERG, O. & BAIRLEIN, F. (2002): Ecological responses to recent climate change. – *Nature* **416**: 389-395.
- WEI, X.X., WANG X.Q. & HONG, D.Y. (2003): Marked intragenomic heterogeneity and geographical differentiation of nrDNA ITS in *Larix potaninii* (Pinaceae). – *Journal of Molecular Evolution* **57**: 623-635.
- WEIBLEN, G.D. (2000): Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. – *American Journal of Botany* **87**: 1342-1357.
- WENDEL, J.F., SCHNABEL, A. & SEELANAN, T. (1995): Bidirectional interlocus concerted evolution following allopolyploid speciation in cotton (*Gossypium*). – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **92**: 280-284.
- WHITE, T. J., BRUNS, T. D., LEE, S. & TAYLOR, J. W. (1990): Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. – In: INNIS, M. A., GELFAND, D. H., SNINSKY, J. J. & WHITE, T. J. (ed.) *PCR protocols: A guide to methods and applications*. pp. 315-322. Academic Press Inc., San-Diego.
- WILLEMS, J. H. (1982): Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lam. in the Netherlands. – *New Phytologist* **91**: 757- 765.
- WILLEMS, J. H. (1994): *Bottle-necks in establishment and survival of small populations of orchids in Western Europe*. In: BREDEROO, P. & KAPTEYN DEN BOUMEESTER D. W. (eds.): Euroorchis 92, Proceedings of the International Symposium on European Orchids. – Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging. Utrecht. pp.: 72- 82.
- WILLIAMS, P., WHITFIELD, M., BIGGS, J., BRAY, S., FOX, G., NICOLET, P. & SEAR, D. (2004): Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. – *Biological Conservation* **115**: 329-341.
- WILLIS, C.G., RUHFEL, B., PRIMACK, R.B., MILLER-RUSHING, A.J. & DAVIS, C.C. (2008): Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **105**: 17029-17033.
- WONGSRIPHUEK, C., DUGGER, B.D. & BARTUSZEVICE, A.M. (2008): Dispersal of wetland plant seeds by mallards: influence of gut passage on recovery, retention, and germination. – *Wetlands* **28**: 290-299.
- YENA, A., SRAMKÓ, G., ÓVARI, M. & KISH, R. (2008): *Himantoglossum affine* (Boiss.) Schltr. In: W. GREUTER & T. RAUS (eds.): Med-Checklist Notulae, 27. – *Willdenowia* **38**: 472.
- YENA, A.V. (2012): *Prirodnaya flora Krymskogo poluostrova [Spontaneous Flora of the Crimean Peninsula]*. – N.Orianda, Simferopol, 232 pp.
- ZACHARIAS, I. & ZAMPARAS M. (2010): Mediterranean temporary ponds. A disappearing ecosystem. – *Biodiversity and Conservation* **19**: 3827-3834.
- ZHANG, W., QU, L., GU, H., GAO, W., LIU, M., CHEN, J. & CHEN, Z. (2002): Studies on the origin and evolution of tetraploid wheats based on the internal transcribed spacer (ITS) sequences of nuclear ribosomal DNA. – *Theoretical and Applied Genetics* **104**: 1099-1106.
- ZLACKÁ, S., SÁDOVSKÝ, M., DÍTĚ, D. & ELIÁŠ, P. jun. (2006): Recent knowledge to the occurrence and phytocoenological relations of *Schoenoplectus supinus* (Cyperaceae) in Slovakia. – *Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti* **28**: 149-158.

16 Publikációk

16.1. Az értekezés témaköréhez kapcsolódó publikációk

16.1.1 Az értekezés alapjául szolgáló referált közlemények (kumulatív IF: 17,976)

- Gulyás G., Sramkó G., Molnár V. A., Rudnóy Sz., Illyés Z., Balázs T. & Bratek Z. (2005): Nuclear ribosomal DNA ITS paralogs as evidence of recent interspecific hybridization in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). – *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* **47**: 61–67. (IF: 0,368)
- Sramkó G., Gulyás G. & Molnár V. A. (2011): Convergent evolution in *Ophrys kotschyi* (Orchidaceae) revisited: a study using nrITS and cpIGS sequences. – *Annales Botanici Fennici* **48**: 97–106. (IF: 1,014)
- Molnár V. A., Máté A. & Sramkó G. (2011): An unexpected new record of the Mediterranean orchid, *Ophrys bertolonii* (Orchidaceae) in Central Europe. – *Biologia* **66**: 778–782. (IF: 0,557)
- Molnár V. A., Takács A., Horváth O., E. Vojtkó A., Király G., Sonkoly J. & Sramkó G. (2012): Herbarium Database of Hungarian Orchids I. Methodology, dataset, historical aspects and taxa. – *Biologia* **67**: 79–86. (IF: 0,506)
- Molnár V. A., Tökölyi J., Végvári Zs., Sramkó G., Sulyok J. & Barta Z. (2012): Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe. – *Journal of Ecology* **100**: 1141–1152. (IF: 5,431)
- Sramkó G., Óvári M., Yena A. V., Sennikov A. N., Somlyay L., Bateman R. M. & Molnár V. A. (2012): Unravelling a century of misuse: typification of the name *Himantoglossum caprinum* (Orchidaceae: Orchideae). – *Phytotaxa* **66**: 21–26. (IF: 1,295)
- Molnár V. A., Kreutz C. A. J., Óvári M., Sennikov A. N., Bateman R. M., Takács A., Somlyay L. & Sramkó G. (2012): *Himantoglossum jankae* (Orchidaceae: Orchideae), a new name for a long-misnamed lizard orchid. – *Phytotaxa* **73**: 8–12. (IF: 1,295)
- Lukács B. A., Sramkó G. & Molnár V. A. (2013): The plant diversity and conservation value of continental temporary pools. – *Biological Conservation* **158**: 393–400. (IF: 4,036)
- Molnár V. A., Horváth O., Tökölyi J. & Somlyay L. (2013): Typification and seed morphology of *Elatine hungarica* (Elatinaceae). – *Biologia* **68**: 210–214. (IF: 0,696)
- Takács A., Lukács B. A., Schmotzer A., Jakab G., Deli T., Mesterházy A., Király G., Balázs B., Perić R., Eliáš P. jun., Sramkó G., Tökölyi J. & Molnár V. A. (2013): Key environmental variables affecting the distribution of *Elatine hungarica* in the Pannonian Basin. – *Preslia* **85**: 193–207. (IF: 2,778)
- Molnár V. A., Popiela A., Lukács B. A. (2014): *Elatine gussonei* (Sommier) Brullo et al. (Elatinaceae) in Sicily. – *Plant Biosystems* **148**(1): 27–30.

16.1.2. Az értekezés témaköréhez kapcsolódó további publikációk

16.1.2.1. Referált közlemények (kumulatív IF: 6,361)

- Molnár V. A. & Sramkó G. (2012): *Epipactis albensis* Nováková & Rydlo (Orchidaceae): a new species in the flora of Romania. – *Biologia* **67**: 883–888. (IF: 0,506)
- Popiela A., Lysko A., Wiczorek A. & Molnár V. A. (2012): The distribution of *Elatine hydropiper* L. (Elatinaceae). – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **81**: 137–143. (IF: 0,585)

- Popiela A., Lysko A. & Molnár V. A. (2013): Recent distribution of the Euro-Siberian-sub-Mediterranean species *Elatine alsinastrum* L. (Elatinaceae). – *Acta Botanica Croatica* **72**: 375–386. (IF: 0,449)
- Takács A., Nagy T. & Molnár V. A. (2014): *Epipactis muelleri* Godfery. p. 296. In: Raab-Straube E. von & Raus Th. (ed.): Euro+Med-Checklist Notulae, 3 – *Willdenowia* **44**: 287–299. (IF₂₀₁₃: 0,507)
- Ljubka T., Lovas-Kiss Á., Takács A. & Molnár V. A. (2014): *Epipactis albensis* Nováková and Rydlo (Orchidaceae) in Ukraine – new data on occurrence and ecology. – *Acta Botanica Hungarica* **56**: 399–408.
- Sramkó G., Molnár V. A., Hawkins J., Bateman R.M. (2014): Molecular phylogeny and evolutionary history of the Eurasiatic orchid genus *Himantoglossum* s.l. (Orchidaceae). – *Annals of Botany* DOI: 10.1093/aob/mcu179 (IF₂₀₁₃: 3,295)
- Biró É., Bódis J., Nagy T., Tökölyi J. & Molnár V. A. (2015): Honeybee (*Apis mellifera*) mediated increased reproductive success of a rare deceptive orchid. – *Applied Ecology and Environmental Research* **13**: 181–192. (IF₂₀₁₃: 0,456).
- E. Vojtkó A., Sonkoly J., Lukács B. A., **Molnár V. A.** (2015): Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary. – *Acta Biologica Hungarica* **66**(2) (accepted for publication) (IF₂₀₁₃: 0,563)

16.1.2.2. Könyvek, könyvrészek

- Molnár [V.] A., Sulyok J., Vidéki R. (1995): *Vadon élő orchideák. A hazai növényvilág kincsei.* – Kossuth Kiadó, Budapest. 160 pp. [ISBN 963-09-3796-4]
- Molnár V. A. (1999): A hazai kosborfélék (Orchidaceae) általános jellemzése; A nőszőfüvek (*Epipactis* genus) jellemzése. *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze (p. 323.), *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. (p. 325.), *Spiranthes aestivalis* (Poir.) Rich. (p. 325.), *Epipactis gracilis* B. & H. Baumann (p. 299.), *Epipactis albensis* Novakova & Rydlo (p. 299.), *Epipactis bugacensis* K. Robatsch (p. 299.), *Epipactis nordeniorum* K. Robatsch (p. 299.), *Traunsteinera globosa* (L.) Rchb. (p. 315.), *Epipogium aphyllum* Sw. (p. 315.), *Goodyera repens* (L.) R. Br. (p. 325.), *Corallorhiza trifida* Chatelain (p. 315.), *Cypripedium calceolus* L. (p. 317.), *Limodorum abortivum* (L.) Sw. (317.), *Himantoglossum adriaticum* H. Baumann (p. 317.), *Himantoglossum caprinum* (M.-Bieb.) Spreng. (p. 317.), *Liparis loeselii* (L.) Rich. (p. 323.), *Coeloglossum viride* (L.) Hartm (p. 323.). In: Farkas S. (szerk.): *Magyarország védett növényei.* – Mezőgazda Kiadó, Bp. (pp. 296–297.) [ISBN 963-9239-13-5]
- Molnár V. A. (2000): Orchidaceae – Kosborfélék családja. – In: Simon T. (2000): *A magyarországi edényes flóra határozója.* – Harasztok-virágos növények. – 4., átdolgozott kiadás, Nemzeti Tankönyvkiadó, Bp. pp.: 705–725. [ISBN 963 19 1226 4]
- Molnár V. A. (2003): *Rejtőzködő kincseink – Növényritkaságok a Kárpát-medencében.* – Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék – WinterFair Kft. Debrecen – Szeged. 232 pp. [ISBN 963-472-708-5]
- Ujhelyi P. – Molnár V. A. (szerk., 2006): *A Kárpát-medence gombái és növényei. Élővilág Enciklopédia II.* – Kossuth Kiadó, Budapest. 528 pp. [ISBN 963-09-4851-6]
- Barina Z., Csiky J., Farkas S., Jakab G., Király G., Lájér K., Mesterházy A., Molnár V. A., Nagy J., Németh Cs., Pál R., Pifkó D., Pinke Gy., Schmotzer A., Somlyay L., Sramkó G., Vidéki R. & Vojtkó A. (2007): *Vörös Lista. A magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai.* [Red list of the vascular flora of Hungary]. – Saját kiadás, Sopron. 73 pp. [ISBN 978-963-06-2774-0]

- Molnár V. A. (2009): Elatinaceae – Látanyafélék családja (p.: 292.) In: Király G. (szerk.): *Új magyar füvészkönyv – Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok.* – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő. [ISBN 978-963-87082-9-8]
- Molnár V. A. (2009): Orchidaceae – Kosborfélék családja (pp.: 571–583.) In: Király G. (szerk.): *Új magyar füvészkönyv – Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok.* – ANPI, Jósvafő. [ISBN 978-963-87082-9-8]
- Molnár V. A. (szerk., 2011): *Magyarország orchideáinak atlasza.* – Kossuth Kiadó, Budapest. 504 pp. [ISBN 978-963-09-6694-8]
- Király G., Virók V. & Molnár V. A. (szerk., 2011): *Új magyar füvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Ábrák.* – ANPI, Jósvafő. 676 pp. [ISBN 978-963-88158-0-4]

16.1.2.3. Nem referált közlemények

- Dénes A., Molnár A., Sulyok J. & Vidéki R. (1994): A *Himantoglossum caprinum* (M.-Bieb.) Spreng. előfordulása és cönológiai viszonyai a Villányi-hegységben. – *Janus Pannonius Múzeum Évkönyve* (1993) Pécs **38**: 19–25.
- Molnár A. (1996): *Orchis* × *timbalii* Velen.: die häufigste *Orchis*-Hybride Ungarns. – *Journal Europäischer Orchideen* **28** (3): 489–498.
- Molnár A. & Farkas S. (1996): Az *Epipogium aphyllum* (Schm.) Sw. új előfordulása a Mecsekben. – *Janus Pannonius Múzeum Évkönyve* (1995) Pécs **40**: 9–12.
- Sulyok J. & Molnár A. (1996): *Epipactis pontica* Taubenheim in Ungarn. – *Jour. Eur. Orch* **28** (4): 755–760.
- Molnár A. & Robatsch, K. (1997): *Epipactis mecsekensis* A. Molnar et K. Robatsch spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. – *Jour. Eur. Orch* **28** (4): 781–786.
- Molnár A. & Robatsch, K. (1997): *Epipactis tallosii* A. Molnar et K. Robatsch spec. nova, eine neue *Epipactis*-Art aus Ungarn. – *Jour. Eur. Orch* **28** (4): 787–794.
- Molnár A. – Vidéki R. & Sulyok J. (1997): Adatok hazai *Epipactis*-fajok ismeretéhez I. – *Kitaibelia* **2** (2): 204–209.
- Sulyok J., Vidéki R. & Molnár V. A. (1998): Adatok a magyarországi *Himantoglossum*-fajok ismeretéhez. – *Kitaibelia* **3**(2): 223–229.
- Molnár V. A., Vidéki R. & Vlčko, J. (1998): Adatok hazai *Epipactis*-fajok ismeretéhez II. – *Kitaibelia* **3**(2): 223–225.
- Molnár V. A., Molnár A., Vidéki R. & Pfeiffer N. (1999): Adatok hazai *Nanocyperion*-fajok ismeretéhez I. *Elatine hungarica* Moesz – *Kitaibelia* **4**(1): 83–94.
- Molnár V. A. & Pfeiffer N. (1999): Adatok hazai *Nanocyperion*-fajok ismeretéhez II. Iszapnövényzet-kutatás az ár- és belvizek évében Magyarországon. – *Kitaibelia* **4**: 391–421.
- Molnár V. A. & Gulyás G. (2001): Adatok hazai *Nanocyperion*-fajok ismeretéhez VII. – *Kitaibelia* **6**: 169–198.
- Molnár V. A. (2003): Az *Epipactis* Zinn. nemzetség fajai Magyarországon. – *Flora Pannonica* **1**: 44–57.
- Molnár V. A. (2003): Adatok hazai *Nanocyperion*-fajok ismeretéhez VIII. Az *Elatine hungarica* Moesz kísérletes taxonómiai és biológiai vizsgálata. – *Kitaibelia* **8**(1): 65–73.
- Molnár V. A. – Vidéki R. – Sulyok J. & Mészáros A. (2004): *Epipactis voethii* Robatsch in Ungarn. – *Journal Europäischer Orchideen* **36** (3): 661–672.
- Molnár V. A. & Gulyás G. (2005): Zur Kenntnis der *Ophrys holubyana* Andrasovszky 1917. – *Journal Europäischer Orchideen* **37**: 625–638.

- Molnár V. A. (2007): Über die Beziehungen Ungarns zu Nomenklatur und Taxonomie mitteleuropäischer Orchideen und die herausragenden Erforscher der ungarischen Orchideenflora. – *Journal Europäischer Orchideen* **39**: 33–48.
- Takács A., Nagy T., Fekete R., Lovas-Kiss Á., Ljubka T., Löki V., Lisztes-Szabó Zs. & Molnár V. A. (2014): A Debreceni Egyetem Herbárium (DE) I. A „Soó Rezső Herbárium”. – *Kitaibelia* **19**(1): 124–137.
- Molnár V. A. (2014): A herbáriumok jelentősége a klímaváltozás kutatásában. – *Magyar Tudomány* **175**(4): 467–473.
- E. Vojtkó A., Takács A., Molnár V. A. & Vojtkó A. (2014): Herbarium database of the vascular collection of Eszterházy Károly College (EGR). – *Kitaibelia* **19**(2): 339–348.

16.2. Az értekezés témakörén kívüli referált közlemények (kumulatív IF: 11,479)

- Sramkó G., Gulyás G., Matus G., Rudnóy Sz., Illyés Z., Bratek Z. & Molnár V. A. (2008): Leaf width, nrDNA and cpDNA ITS sequence variation within Central European *Bulbocodium vernum* and *B. versicolor* (Colchicaceae) populations: are there really two taxa? – *Acta Biol. Hung.* **59**(1): 103–114. (IF: 0,619)
- Molnár Cs., Baros Z., Pintér I., Türke I. J., Molnár V. A. & Sramkó G. (2008): Remote, Inland Occurrence of the Oceanic *Anogramma leptophylla* (L.) Link (Pteridaceae: Taenitidoideae) in Hungary. – *American Fern Journal* **98**(3): 128–138. (IF: 0,371)
- Demeter, Z., Surányi, Gy., Molnár V. A., Sramkó, G., Beyer, D., Kónya, Z., Vasas, G., M-Hamvas, M. & Máthé, Cs. (2010): Somatic embryogenesis and regeneration from shoot primordia of *Crocus heuffelianus*. – *Plant Cell Tissue and Organ Culture* **100**(3): 349–353. (IF: 1,243)
- Forgo, P., Borcsa, B., Csupor, D., Fodor, L., Berkecz, R., Molnár V. A. & Hohmann, J. (2011): Diterpene alkaloids from *Aconitum anthora* and assessment of the hERG-inhibiting ability of *Aconitum* alkaloids. – *Planta Medica* **77**(4): 368–373. (IF: 2,153)
- Fernández, J-A., O. Santana, J-L. Guardiola, R-V. Molina, P. Heslop-Harrison, G. Borbely, F. Branca, S. Argento, E. Maloupa, T. Talou, J-M. Thiercelin, K. Gasimov, H. Vurdu, M. Roldán, M. Santaella, E. Sanchís, A. García-Luis, G. Suranyi, A. Molnár [V.], et al. (2011): The World Saffron and *Crocus* collection: strategies for establishment, management, characterisation and utilisation. – *Genetic Resources and Crop Evolution* **58**: 125–137. (IF: 1,554)
- Jakab G. & Molnár V. A. (2011): First record of *Gagea szovitsii* (A. F. Láng) Besser in Central Europe. – *Biologia* **66**: 433–438. (IF: 0,557)
- Pinke Gy., Király G., Barina Z., Mesterházy A., Balogh L., Csiky J., Schmotzer A., Molnár V. A. & Pál R. W. (2011): Assessment of endangered synanthropic plants of Hungary with special attention to arable weeds. – *Plant Biosystems* **145**(2): 426–435. (IF: 1,418)
- Török P., Miglécz T., Valkó O., Tóth K., Kelemen A., Albert Á., Matus G., Molnár V. A., Ruprecht E., Papp L., Deák B., Horváth O., Takács A., Hüse B. & Tóthmérész B. (2013): New thousand-seed weight records of the Pannonian flora and their application in analysing Social Behaviour Types. – *Acta Botanica Hungarica* **55**: 429–472.
- Borcsa B., Fodor L., Csupor D., Forgo P., Molnár V. A. & Hohmann J. (2014): Diterpene alkaloids from *Aconitum moldavicum* and assessment of Na v 1.2 sodium channel activity of *Aconitum* alkaloids. – *Planta Medica* **80**: 231–236. (IF₂₀₁₃: 2,339)
- Bartha L., Dragoş N., Molnár V. A. & Sramkó G. (2013): Molecular evidence for reticulate speciation in *Astragalus* (Fabaceae) as revealed by a case study from section *Dissitiflori*. – *Botany* **91**: 702–714. (IF₂₀₁₂: 1,225)

Molnár V. Attila (2014): *Európai kosborfélék (Orchidaceae) és látoryafélék (Elatinaceae) kutatása: taxonómiai és ökológiai esettanulmányok*. – Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék, Debrecen. 154 oldal. [ISBN 978-963-473-722-3]